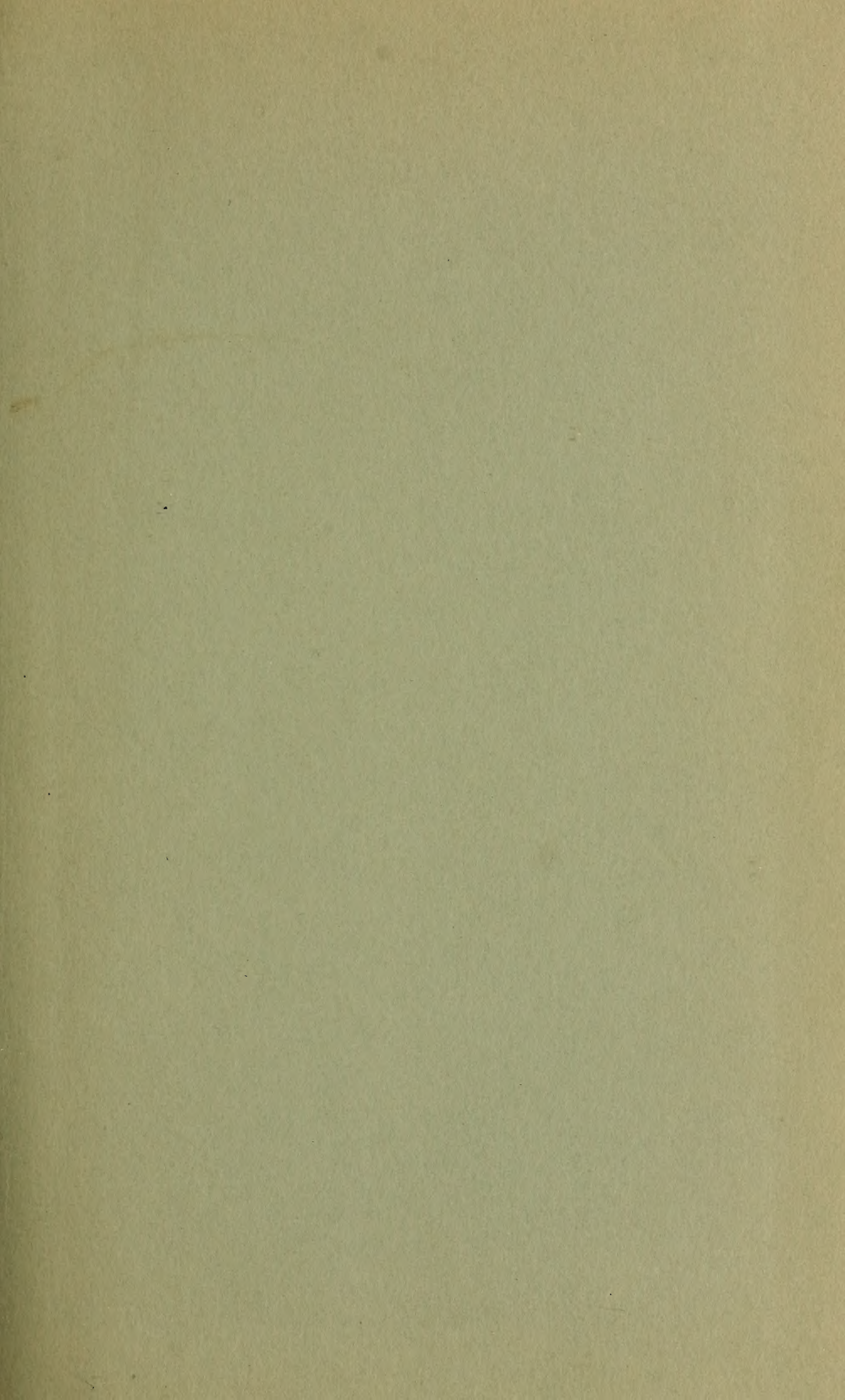
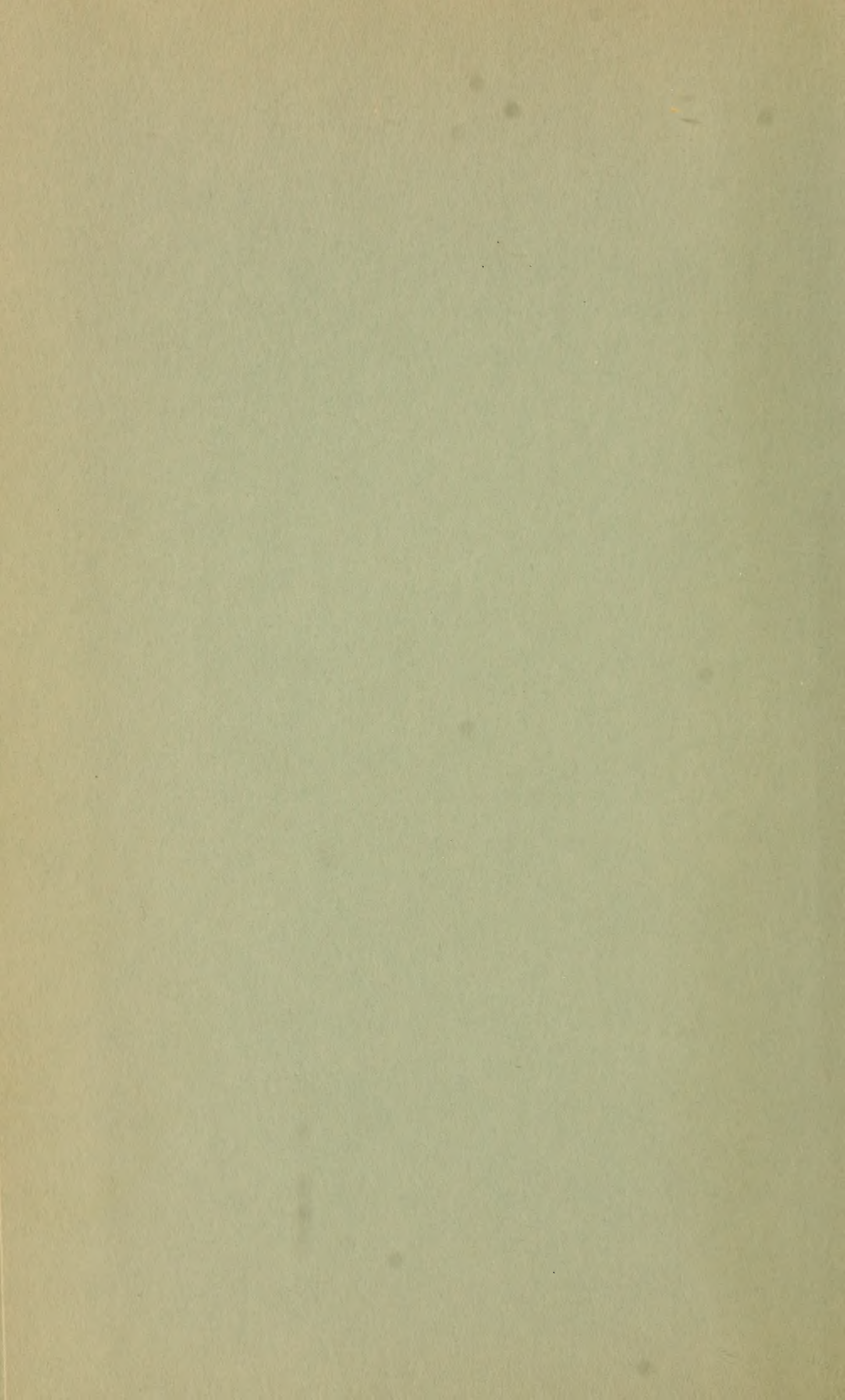
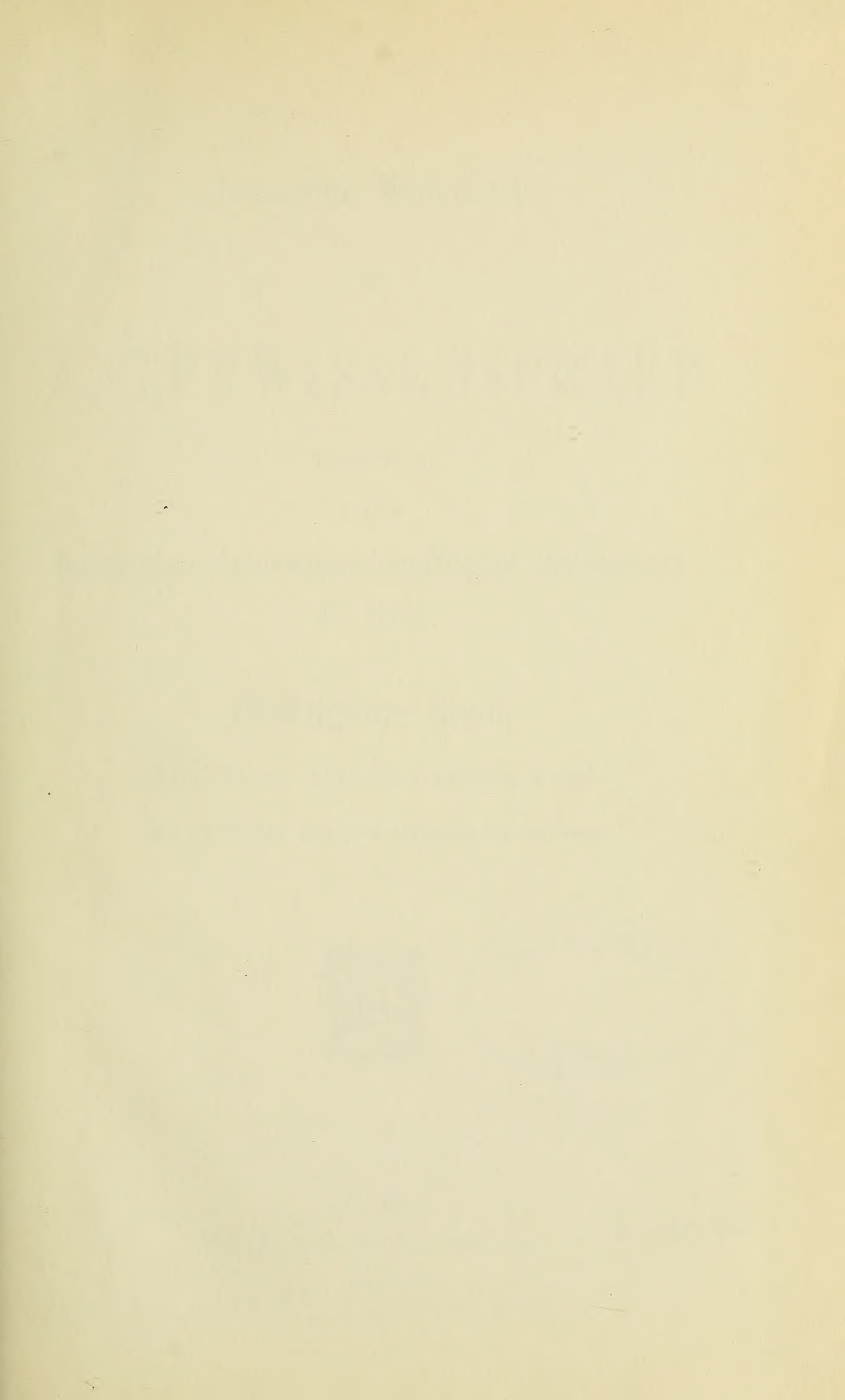












Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena.

Fünfzigster Band.

Neue Folge: Dreiundvierzigster Band.

Mit 28 Tafeln und 362 Abbildungen im Text.





Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1913.

Inhalt.

Heft 4. Ausgegeben am 28. November 1913.

JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT ZU JENA

FÜNFZIGSTER BAND

NEUE FOLGE, DREIUNDVIERZIGSTER BAND

ERSTES HEFT

MIT 8 TAFELN UND 34 FIGUREN IM TEXT

Inhalt:

PREIS: 18 MARK



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1913

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.
Ausgegeben am 18. April 1913.

Die Pollensammelapparate der beinsammelnden Bienen.

Von

August Braue.

Mit Tafel I—IV und 26 Figuren im Text.

Einleitung.

Als durch SPRENGELS epochemachendes Werk „Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und der Befruchtung der Blumen" gegen Ende des 18. Jahrhunderts zum ersten Male auf die eigenartigen biologischen Beziehungen zwischen Blumen und Insekten hingewiesen wurde, war der Grundstein gelegt zu einer großen Zahl interessanter Untersuchungen, die sich mit diesen Beziehungen beschäftigten. Aber diese Untersuchungen galten hinsichtlich der Insekten in erster Linie den für die Auslösung des Bestäubungsmechanismus der Blumen so sehr wichtigen Mundwerkzeugen, wogegen die mit dem Pollensammeln verbundenen Anpassungserscheinungen an Körper und Beinen der bienenartigen Insekten nur gelegentlich eine etwas eingehendere Beachtung fanden. Und doch bieten auch sie eine Menge von interessanten Erscheinungen, allerdings vielleicht weniger im allgemeinen für das Wechselverhältnis zwischen Blumen und Insekten, als insbesondere für die Lebensverhältnisse der Bienen sowie für deren verwandtschaftliche Beziehungen, die vielleicht gleichzeitig dazu beitragen können, über die bisher noch zweifelhafte systematische Stellung dieser oder jener Bienengattung etwas mehr Klärung zu schaffen.

Die ersten und ältesten systematischen Einteilungen von JOHN RAY, RÉAUMUR, LINNÉ, SCOPOLI, DE GEER, FABRICIUS und JOHANNES ROEMER, die alle vor der bedeutsamen Entdeckung SPRENGELS (1793) erschienen, lassen eine Berücksichtigung des Pollensammelapparates noch ganz vermissen. Dasselbe gilt auch noch von der so eingehenden Systematik KIRBYS, die fast 10 Jahre später, im Jahre 1802, veröffentlicht wurde und die sich vor

allem auf die Beschaffenheit der Mundwerkzeuge gründet. Erst LATREILLE hebt in seinem letzten Werke einen wesentlichen Unterschied bei den Bienen in der Art und Weise des Pollensammelns scharf hervor, indem er bei den solitären Bienen (Les Solitaires) die „Dasygastres" (Bauchsammler) von den „Scopulipèdes" (Beinsammlern) trennt. Dasselbe tun die folgenden Forscher, LEPELETIER DE ST. FARGEAU, WESTWOOD und SMITH. Von wesentlicherem Einfluß auf die systematische Anordnung der Bienen wird der Pollensammelapparat jedoch erst bei den neueren Systematikern, vor allem bei FRIESE und SCHMIEDEKNECHT. SCHMIEDEKNEHTS Haupteinteilung, die sich stützt auf die Arbeiten von SCHENCK, sei im folgenden, soweit der Pollensammelapparat in Betracht kommt, kurz angeführt. Es sind drei Sektionen vorhanden: „Apidae sociales, Apidae solitariae cellulas construentes und Apidae parasiticae", und von diesen zerfällt die 2. Sektion in folgende Unterabteilungen:

A. Podilegidae (Scopulipedes, Beinsammler)
 a) Crurilegidae (Schienensammler),
 b) Femorilegidae (Schenkelsammler);
B. Gastrilegidae (Dasygastrae, Bauchsammler)
und C. Pseudoparasitae (zu denen er die Gattungen Sphecodes und Prosopis rechnet).

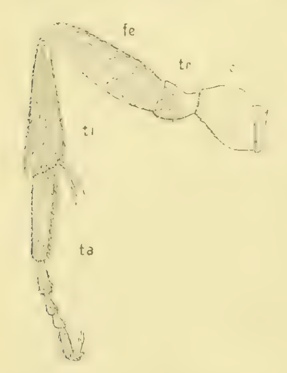
Aber eine Beschreibung der Sammelapparate wird zumeist nur insofern gegeben, als sie von Wichtigkeit für die Systematik ist: sie ist infolgedessen stets nur unvollkommen. Dasselbe gilt von allen anderen Beschreibungen dieser Art, die sich hin und wieder in der umfangreichen Bienenliteratur finden. Einige Abbildungen von Pollensammelapparaten brachte schon HERMANN MÜLLER: aber auch diese brachte er nur, um die große Mannigfaltigkeit der Anpassungserscheinungen der blumenbesuchenden Insekten zu demonstrieren; die Zeichnungen sind sehr primitiv und manchmal ungenau. Eine vergleichend morphologische Bearbeitung der Pollensammelapparate fehlt durchaus; im folgenden soll der Versuch einer solchen gegeben werden.

Die Anordnung des Stoffes bei der Beschreibung ergab sich naturgemäß durch ein Fortschreiten von einfach gebauten Typen zu komplizierten. Die Methode in der Erschließung der spezifisch pollensammelnden Einrichtungen bestand darin, daß das Hinterbein des Weibchens mit dem Hinterbein des niemals sammelnden Männchens verglichen wurde. Da der Grundaufbau des letzteren in Gestalt und Behaarung durchaus die gleiche ist

wie im weiblichen Geschlecht, an ihm aber natürlich keine zum Pollensammeln dienenden Einrichtungen sich entwickeln konnten, so mußte aus dem Vergleich der beiden unschwer der besondere Charakter der beim Weibchen auftretenden spezifischen Einrichtungen festzustellen sein. Das Mittelbein des Weibchens, das ich anfänglich auch zum Vergleich mit heranziehen wollte, ist weniger gut dazu geeignet, da es meist beim Sammeln mitbeteiligt ist und so ebenfalls mancherlei Umbildungen erfahren hat.

Was das Material anbelangt, so habe ich dieses zum größten Teile selbst während des Sommers 1910 und des Frühjahrs 1911 gefangen und direkt in 60%igem Alkohol konserviert. Das Material erwies sich so viel besser für die spätere Behandlung brauchbar, als das trockene Material, das mir in liebenswürdiger Weise von Herrn ALFKEN zur Ausfüllung der Lücken in der Reihe zur Verfügung gestellt wurde. Die Beine habe ich stets vorsichtig mit Pinzette und Messer vom Thorax getrennt. Bei manchen Präparaten, vor allem bei den trockenen, wurde dabei die Coxa meistens mehr oder weniger stark beschädigt. Die abgetrennten Beine wurden dann langsam aus dem 60%igen Alkohol in destilliertes Wasser, von diesem dann in eine übersättigte, reine wässerige Chlorlösung gebracht, in der sie je nach ihrer Größe und nach der Stärke der Pigmentierung von einem Tage bis zu mehreren Wochen verbleiben mußten, bis sie genügend gebleicht waren. Mit Kalilauge wurde keine bleibende Wirkung erzielt. Das Chlorwasser, das ich vor jedesmaligem Gebrauche frisch im chemischen Laboratorium durch Einwirkung von konzentrierter Salzsäure auf Braunstein bereitete und das ich stets sorgfältig von jeglichem Beigehalt an Salzsäure durch Durchleiten durch eine Kupfervitriollösung reinigte, mußte von Zeit zu Zeit erneuert werden. Die gebleichten Beine wurden dann in destilliertem Wasser wieder gehörig gewaschen, durch die steigende Alkoholreihe geführt, in Xylol aufgehellt und endlich in Kanadabalsam eingebettet. Um die Haare an dem Präparate möglichst in ihrer natürlichen Stellung und Lage zu erhalten, wurden regelmäßig zwischen Objektträger und Deckglas entsprechende Glasstäbchen als Stützen gelegt. Die Behandlung des trockenen Materials geschah ebenso, nur wurden die Beine direkt in die übersättigte Chlorlösung gebracht. Die so behandelten Objekte erwiesen sich meistens als brauchbar. Jedoch bei den Beinen, die mehr als 2 Wochen der Wirkung der Chlorlösung ausgesetzt waren, litt schließlich die Struktur der Haare etwas.

Ein normales Insektenbein (Textfig. 1) setzt sich aus einer bestimmten Anzahl verschiedener Glieder zusammen. Es beginnt oben am Thorax mit dem nur kurzen „Hüftglied", der „Coxa" (*c*), der ein ebenfalls nur kurzes und meist im proximalen Teile etwas gekrümmtes Glied folgt, das mit „Schenkelring" oder „Trochanter" (*tr.*) bezeichnet wird. Letzterer ist also hier bei den Bienen stets nur in der Einzahl vorhanden. Zwei langgestreckte Glieder schließen sich dem Trochanter an. Das erste dieser Glieder (das dritte der Reihe) ist für gewöhnlich zylindrisch und in der Mitte verdickt; man hat es „Schenkel" oder „Femur" (*fe*) genannt, während das folgende Glied in der Regel schlanker gebaut ist und „Schiene" oder „Tibia" (*ti*) heißt. Letztere trägt regelmäßig an der nach dem Körper zugekehrten Seite bei den Hinterbeinen zwei, bei den Mittelbeinen jedoch nur einen Sporn. Die letzten fünf Glieder werden unter dem gemeinschaftlichen Namen „Ferse" oder „Tarsus" (*ta*) zusammengefaßt; sie werden einzeln mit laufenden Zahlen, wie erstes, zweites, drittes usw. Tarsenglied bezeichnet. Das erste Tarsenglied, auch Metatarsus ganannt, ist stets beträchtlich größer als die folgenden; das letzte trägt die beiden „Klauen". Die Beine sind zumeist, vor allem bei den hochentwickelten Formen, abgeplattet. Dadurch lassen sich zunächst zwei Seiten unterscheiden, die bisher bei den Beschreibungen Außen- und Innenseite genannt wurden. Da jedoch die Abplattung in der Weise geschieht, daß die Breitseiten schräg nach vorn (bzw. nach hinten) gerichtet sind, jedenfalls erheblich mehr nach vorn als nach außen, so bin ich von dieser Bezeichnung abgewichen und habe statt Außen- hier Vorder- und statt Innenhier Hinterseite gesetzt. Die alte Bezeichnung wird von den Körbchensammlern (Bombus und Apis) übernommen worden sein, bei denen die Abplattung der sammelnden Glieder, also vor allem Tibia und erster Tarsus, in der Weise erfolgt, daß die Breitseiten direkt nach außen und innen gekehrt sind. Hier habe ich dann die alte Bezeichnung beibehalten.



Textfig. 1. Normales Insektenbein. Rechtes Hinterbein von Prosopis confusa Nyl. ♀. Vergr. 18 : 1.

Ebenso habe ich aus der Literatur die Bezeichnungen „Schienen- und Schenkelsammler" übernommen. Zu den ersteren

sind alle die Arten zu rechnen, die beim Eintragen des Pollens sich ausschließlich der Schiene und des ersten Tarsengliedes bedienen, während die „Schenkelsammler“ außer diesen beiden Gliedern auch noch den Schenkel, den Trochanter und gar noch die Coxa mit heranziehen können.

I. Beschreibende Darstellung der Pollensammelapparate nach ihrer aufsteigenden phyletischen Entwicklung.

Prosopis confusa Nyl.

Als Ausgangsform der phylogenetischen Reihe ist ohne Zweifel die Gattung Prosopis zu betrachten, welche, da sie nur Nektar und keinen Blütenstaub einträgt, noch keinerlei Anpassungen an die Funktion des Pollensammlens zeigt. Deshalb sei zunächst als Typ eines ganz normalen Beines das Hinterbein von Prosopis confusa Nyl. ♀ ausführlich beschrieben.

Wenn wir von dem indifferent gestalteten Hinterbein des Männchens ausgehen, so gleicht das Mittelbein des Weibchens in Gestalt und Behaarung demselben noch fast vollkommen; das Hinterbein des Weibchens (Taf. I, Fig. 1) ist dagegen im Vergleich dazu bereits etwas modifiziert. So ist vor allem der Trochanter erheblich kürzer und breiter, die Tibia länger und der Metatarsus beträchtlich stärker entwickelt. Auch ist die ganze Behaarung etwas intensiver und regelmäßiger angeordnet.

In bezug auf die äußere Gestalt der einzelnen Glieder des Beines ist zunächst zu bemerken, daß Coxa, Trochanter und Femur in ihrem Durchschnitt nahezu kreisrund sind, also keine Kompression zeigen, wohingegen die Tibia und die Tarsenglieder in der bereits erwähnten Weise abgeplattet erscheinen. Die Tibia, welche diese Abplattung noch am wenigsten und zwar nur auf der Hinterseite zeigt, trägt an dieser Hinterseite zwei gezähnte Sporen, die vor allem zu Stützzwecken dienen. Ganz wesentlich stärker komprimiert sind die Tarsenglieder, vor allem das erste, das gleichzeitig beträchtlich länger und stärker ist als die übrigen.

Für die Behaarung des Beines gilt folgendes: Die Coxa ist nur auf der Vorderseite spärlich mit abwärts gerichteten, glatten Haaren besetzt, die am distalen Rande sich zu einem schwachen Kranze ordnen, hier auch etwas länger werden und ganz schwach

gefiedert sind. Der Trochanter wird rings herum von kleinen, glatten, schräg nach unten gerichteten Haaren umgeben, die auf der Vorderseite kürzer, dafür aber erheblich zahlreicher sind als auf der Hinterseite. Die nach vorn gerichtete Seite des Femurs ist dicht von winzig kleinen, schräg nach unten gestellten Härchen bestanden, die Hinterseite dagegen von spärlichen, aber beträchtlich längeren Haaren, die dann allerdings nach der Tibia hin wieder ständig an Größe ab- und an Dichte zunehmen. Die untere proximale Hälfte ist völlig frei von Haaren. Die Haare der Tibia sind auf der Vorderseite verhältnismäßig lang und schräg nach außen gestellt; sie verdichten sich unten an der Außenseite zu einem ganz schwach angedeuteten Schopf, der auch am Mittelbein des Weibchens und am Hinterbein des Männchens auftritt. An der Hinterseite sind die Haare wiederum außerordentlich klein, dicht und direkt abwärts gerichtet. Die Haare der Hinterseite des Metatarsus übertreffen diejenigen der Tibia noch erheblich an Feinheit und Dichte. Sie legen sich hier in schräger Richtung eng um das Glied herum. Die Vorderseite dagegen weist wieder längere und weniger dicht stehende, abwärts gerichtete Haare auf. Besonders auffallend ist endlich noch die an der Innenkante des Metatarsus befindliche Reihe kräftiger Borsten, die sich auf den nach hinten gerichteten Unterrand des Gliedes fortsetzt. Sie wiederholt sich später bei allen anderen Formen in mehr oder weniger stark ausgeprägter Weise, hat also ursprünglich mit dem Pollensammeln nichts zu schaffen, was durch ihr Auftreten beim Hinterbein des Männchens noch bestätigt wird. Ihre Funktion wird ebenso wie die der Sporen ursprünglich zu Stützzwecken dienen. Erst später werden die Borsten dann bei den sammelnden Arten gleichzeitig noch die Funktion des Abstreifens der Pollenmassen übernommen haben, was aus ihrer hohen Differenzierung bei den höher stehenden Formen gefolgert werden muß.

Die Anordnung der Behaarung auf der Hinterseite des Hinterbeines, die im Gegensatz zu der Behaarung des Mittelbeines und des Hinterbeines des Männchens einen auffallend bürstenartigen Charakter zeigt, möchte ich zurückführen ihrer Entstehung nach auf die Gewohnheit, das beim Blütenbesuch mit Pollen bestäubte Abdomen zu reinigen. Die beschriebene Anordnung wiederholt sich in ihren wesentlichen Zügen bei allen anderen Formen, findet sich also durch die ganze phylogenetische Reihe hindurch. Auch hier hat sie überall diese ursprüngliche Funktion der Reinigung des Abdomens noch beibehalten, wie mir

wiederholt Weibchen von Andrenen-Arten zeigten. Zugleich aber hat diese Behaarung bei den pollensammelnden Formen eine sehr viel wichtigere Aufgabe übernommen, nämlich das Abstreifen des Blütenstaubes, wodurch sie dann mannigfache Differenzierungen erfahren hat. Sie werden bei den verschiedenen Arten genauer besprochen werden.

Wenn nur allein der Bau und die Beschaffenheit der Hinterbeine der sammelnden Formen ohne Rücksicht auf andere Teile, die beim Sammeln beteiligt sind, zu betrachten wäre, so würde als erstes, sich unmittelbar an Prosopis anschließendes Glied der Reihe die Gattung Systropha anzuführen sein. Doch kommt dieser Gattung, da sie außer mit den Beinen vor allem noch mit den Seitenrändern des ganzen Abdomens sammelt, eine besondere Stellung zu; sie wird daher gesondert für sich außerhalb der Reihe besprochen werden.

Als einfachste Form der untersuchten bereits Pollen sammelnden Arten ist

Ceratina cyanea K.

zu nennen. Trotzdem aber ist der Sprung von Prosopis zu Ceratina doch schon ein ganz beträchtlicher, allerdings weniger in bezug auf die Gestalt der einzelnen Glieder als auf ihre Behaarung. Leider war es mir nicht möglich, von dieser Art das zugehörige Männchen zu bekommen, deshalb muß ich mich auf einen Vergleich mit dem Mittelbein des Weibchens beschränken.

Sämtliche Glieder beider Beine sind in gleicher Weise abgeplattet, am wenigsten Trochanter und Tibia, am stärksten der Metatarsus. Hinsichtlich der Unterschiede der Beine ist zunächst in der Gestalt hervorzuheben, daß die Coxa am Hinterbein erheblich stärker entwickelt ist, daß der Femur im Gegensatz zu der unregelmäßiger gestalteten, proximalwärts auffallend verdickten Form am Mittelbein hier ein mehr gleichmäßiges, säbelförmiges Aussehen zeigt und auf der Unterseite etwas ausgebogen erscheint. Die Tibia ist ebenfalls im Gegensatz zum Mittelbein erheblich länger als der Femur, besitzt nicht einen nach außen gerichteten, zahnartigen Fortsatz, wie ihn die Tibia des Mittelbeines aufweist, stellt vielmehr ein ziemlich gleichmäßig dickes, keulenförmiges Gebilde dar, das nur an der proximalen Ansatzstelle sich stark verdünnt. Das erste Tarsenglied ist im Gegensatz zu dem leicht gekrümmten Gliede des Mittelbeines gerade gestreckt und etwas stärker entwickelt.

Was die Behaarung anlangt, so sind beim Mittelbein Coxa und Trochanter nur schwach und nicht besonders bemerkenswert behaart. Etwas intensiver ist die Behaarung des Femurs, der auf der Hinterseite kleine und abwärts gerichtete, auf der Vorderseite hingegen etwas längere, weniger dichte und schräg nach unten gestellte Haare trägt. Die Tibia ist rings herum von längeren Haaren bewachsen, die auf der Vorderseite im Gegensatz zur Hinterseite weniger dicht und länger sind. Die innere Hälfte der Hinterseite ist haarfrei: sie wird nach der Innenseite zu begrenzt von einer Reihe besonderer, längerer Haare. Die Haare der Tibia werden an Länge noch übertroffen von den Haaren des ersten Tarsengliedes. Diese umgeben das ganze Glied, stehen auf der Hinterseite dichter als auf der Vorderseite und sind an der Innenkante borstenartig.

Beim Hinterbein (Taf. I, Fig. 2a u. 2b sind zunächst Coxa und Trochanter erheblich stärker behaart als beim Mittelbein, besonders weist die Unterseite des Trochanters lange und gefiederte Haare auf. Die Oberseite ist haarfrei. Die Behaarung der Hinterseite des Femurs gleicht in großen Zügen dem entsprechenden Teile von Prosopis confusa Nyl. ♀, sie weicht nur insofern von dieser ab, als hier auch die untere proximale Hälfte nicht zu lange, glatte Haare trägt und als die Haare bei dem Übergang auf die Unterseite schließlich lang und borstenartig werden, eine erste Anpassung ans Abstreifen des Blütenstaubes. Sämtliche Haare der Hinterseite sind glatt. Die Haare der Oberseite hingegen sind gefiedert: sie legen sich regelmäßig um das Glied herum auf die Vorderseite hinüber, die dann von ähnlichen, gefiederten und langen Haaren bestellt ist. Sämtlich nach unten herabhängend, dienen sie ebenso wie die Haare der Unterseite des Trochanters zum Eintragen des Blütenstaubes. Die Hinterseite der Tibia ist wieder von feinen und glatten, abwärts gerichteten Haaren bedeckt; sie wird wie die Hinterseite des Femurs wieder als Bürste fungieren. Die Innen- und Vorderseite dagegen, vor allem erstere, sind von langen, ganz eigenartig differenzierten Haaren bestellt, welche nach oben vier bis fünf große, lange Seitenäste abgeben (vgl. in dem Kapitel „Haarformen" den Typus V *b*); dabei legen sich die Haare mit großer Regelmäßigkeit schräg um das Glied herum. Nach außen hin in der Zahl ihrer Seitenäste langsam abnehmend, werden die Haare schließlich an der Außenkante selbst glatt, sind hier also nicht mehr verästelt. Der Übergang von diesen langen und glatten Haaren zu den kleinen

und glatten Härchen auf der Hinterseite erfolgt plötzlich und unvermittelt, ohne Zwischenstufen. Das erste Tarsenglied endlich zeigt auf der Hinterseite im Gegensatz zur Vorderseite, deren Haare lang und spärlich sind, zahlreiche, etwas schräg nach unten gestellte, nicht zu lange Haare, die an den Seitenkanten allmählich länger, unten und nach innen zu lang und borstenartig werden. Das ganze Glied, besonders die Hinterseite, dient als Bürste.

Die Anpassung an das Pollensammeln ist also hier schon ganz klar ausgeprägt. Im Vergleich zu der Ausgangsform, wie sie Prosopis darstellt, haben eine Umänderung zunächst in bezug auf die Gestalt nur der Femur und die Tibia erlitten. Ersterer ist etwas stärker, dann vor allem aber säbelartig und schwach nach oben gekrümmt. Letztere ist ebenfalls stärker ausgebildet, zudem etwas länger und mehr gleichmäßig verbreitert, also nicht mehr kegelförmig gestaltet. Wesentlich ist, daß das erste Tarsenglied noch keine Umänderung erfahren hat. Ganz anders aber verhält es sich, wie aus obiger Beschreibung hervorgeht, mit der Behaarung, vor allem mit der der Vorderseite, die sich zu einer besonderen, zum Eintragen des Pollens dienenden Vorrichtung zusammengeschlossen hat. Die Hinterseite gleicht im wesentlichen in der Behaarung und Funktion noch der von Prosopis confusa Nyl. ♀, jedoch kommt als neues und sehr wesentliches Moment noch hinzu, daß sie gleichzeitig das Abbürsten des Blütenstaubes übernommen hat.

Ceratina cyanea K. ♀ gehört also zu den Schenkelsammlern. Ich habe sie in der Reihe niedriger gestellt als die folgenden Schienensammler, da ich von der Annahme ausgehe, daß die ursprünglichste Anpassung an das Pollensammeln doch wohl in einer einfachen stärkeren Behaarung sämtlicher Glieder bestanden haben wird und daß dann die weiteren, auf besondere Abschnitte konzentrierten Differenzierungen erst später entstanden sind.

So nimmt Ceratina, was die Ausbildung des Pollensammelapparates anbetrifft, die einfachste Stufe ein, im Gegensatz merkwürdigerweise zu den Mundteilen, die nach Demoll „sehr an die der höchstentwickelten Beinsammler (Anthophora, Eucera) erinnern“.

An die Gattung Ceratina schließt sich die Gattung Dufourea an, von der ich als Beispiel die Art

Dufourea vulgaris Schenck

untersuchte, von der mir auch das Männchen zugänglich war.

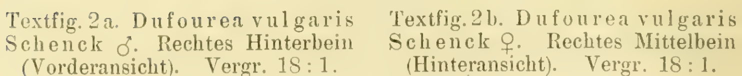
Das Hinterbein des Männchens (Textfig. 2a) zeigt sowohl in der Gestalt der Glieder wie in ihrer Behaarung ziemlich einfache Verhältnisse.

Sämtliche Glieder sind schwach, der erste Tarsus stark abgeplattet. Im Gegensatz zur Coxa ist der Trochanter nur schwach entwickelt und proximalwärts nach oben gekrümmt. Der Femur erhält durch seine starke mittlere Ausbuchtung eine plumpe Form, wohingegen die besonders im distalen Ende stark keulenförmig ausgezogene Tibia schlanker erscheint. Sie übertrifft an Länge den Femur und trägt an der proximalen Ansatzstelle eine nach außen gerichtete, mit winzig kleinen, steifen Haaren besetzte ovale Platte. Der langgestreckte und schmale Metatarsus ist etwas nach innen gekrümmt.

Coxa, Trochanter und vor allem der Femur weisen eine nur schwache und ganz unregelmäßige Behaarung auf. Nur







Textfig. 2a. Dufourea vulgaris Schenck ♂. Rechtes Hinterbein (Vorderansicht). Vergr. 18 : 1.

Textfig. 2b. Dufourea vulgaris Schenck ♀. Rechtes Mittelbein (Hinteransicht). Vergr. 18 : 1.

oberhalb der ovalen Platte der Tibia ordnen sich die Haare des letzteren zu einem kleinen Büschel. Die Tibia selbst ist ringsherum in gleichmäßiger Dichte von nicht zu langen Haaren umgeben, die auf der Vorderseite im Gegensatz zur Hinterseite schwach verästelt oder gefiedert und schräg abwärts gerichtet sind, indem sie sich gleichzeitig ein wenig schräg um das Glied herumlegen. Das erste Tarsenglied trägt auf der Vorderseite nur wenige, abwärts verlaufende Haare, die an der Innenkante wieder borstenartig werden. Die Haare der Hinterseite dagegen sind schräg abwärts gerichtet, stehen in weitaus größerer Dichte und legen sich dem Gliede regelmäßig an.

Das Mittelbein von Dufourea vulgaris Schenck ♀ (Textfig. 2b) unterscheidet sich vom Hinterbein des Männchens zunächst durch den gedrungeren Bau der einzelnen Glieder und dann durch ihre regelmäßigere Behaarung. Dagegen gleicht es in der Gestalt im wesentlichen dem entsprechenden Beine von Ceratina cyanea K. ♀, während es in der Behaarung von diesem etwas abweicht. So tritt unten am Femur eine Reihe von längeren Haaren auf, an die sich auf der Vorderseite eine vollkommen kahle Stelle anschließt. Vor allem aber sind sämtliche Haare, im Gegensatz zu Ceratina besonders die der Hinterseite des ersten Tarsengliedes, straffer und mehr bürstenartig angeordnet. Und in der Tat verdankt diese Anordnung ihre Entstehung der Funktion des Abstreifens des Blütenstaubes, wodurch das Mittelbein eine wesentliche Ergänzung des Pollensammelapparates bildet, indem es in ähnlicher Weise wie die Hinterseite des Hinterbeines den Blütenstaub abstreifen hilft. Das gilt auch bereits von Ceratina, tritt bei dieser Gattung jedoch nicht so deutlich in die Erscheinung wie bei Dufourea.

Das Hinterbein von Dufourea vulgaris Schenck ♀ (Taf. I, Fig. 3) endlich zeigt folgendes Aussehen.

Die Coxa ist im Vergleich zum Hinterbein des Männchens auffallend lang und fast überall gleich stark entwickelt, der Trochanter ähnlich wie beim Männchen nur kurz und proximalwärts nach oben gekrümmt. Die schon bei Ceratina cyanea K. ♀ auftretende säbelartige Krümmung des Femurs ist hier in noch etwas stärkerem Maße ausgeprägt. Die Tibia gleicht in ihrer Gestalt ganz der Hintertibia des Männchens, ist jedoch im Gegensatz zu dieser fast um das $1^1/_2$fache größer. Auch ist an ihr die ovale Platte erheblich stärker entwickelt. Umgekehrt ist der Metatarsus nicht ganz so lang wie beim männlichen Hinterbein: dafür hat er jedoch an Breite beträchtlich zugenommen.

Im Gegensatz zum Hinterbein des Männchens sind Coxa, Trochanter und Femur weitaus regelmäßiger behaart. Während die Coxa vor allem auf der Vorderseite lange und abwärts gerichtete Haare trägt und ihre Hinterseite haarlos ist, ist der Trochanter vorn, hinten und unten gleichmäßig von längeren und herabhängenden Haaren bedeckt, die, wie bei Ceratina, beim Eintragen mitwirken. Auch der Femur ist auf der Vorder- und Oberseite genau in derselben Weise behaart wie bei Ceratina: dagegen ist die Hinterseite oben fast haarlos und unten von wenigen herabhängenden, langen Haaren bestanden. Die langen

und sich regelmäßig schräg um die Tibia herumlegenden Haare der Vorderseite sind nicht verästelt wie bei Ceratina. Auf der Hinterseite sind sie weniger lang und abwärts gerichtet; auch erfolgt der Übergang von den längeren Haaren der Vorderseite zu den kürzeren Haaren der Hinterseite nicht ganz so plötzlich. Die ovale Platte trägt entsprechend dem Männchen winzig kleine Härchen. Die Behaarung des ersten Tarsengliedes gleicht in ihrer Anordnung ganz dem entsprechenden Gliede des männlichen Hinterbeines, sie weicht von diesem nur insofern ab, als sämtliche Haare erheblich straffer und länger und die Borsten an der Innenkante wesentlich stärker ausgeprägt sind.

Dufourea vulgaris Schenk ♀ gehört demnach ebenfalls wie Ceratina zu den Schenkelsammlern; sie benutzt beim Eintragen vor allem die Vorderseiten der Tibia, des Femurs und des Trochanters. In der Ausbildung ihres Pollensammelapparates steht sie höher als die Gattung Ceratina, zunächst weil die dort angedeutete säbelartige Krümmung des Femurs hier erheblich vorgeschritten ist. Daß letztere eine Anpassung ans Pollensammeln darstellt, erhellt noch daraus, daß sie dem Männchen fehlt. Dann ist die Tibia ganz erheblich länger, länger als beim Hinterbein des Männchens und länger als beim Weibchen von Ceratina, was also auch ein Fortschreiten in der Anpassung ist. Der wesentlichste Fortschritt gegenüber der vorhergehenden Art ist aber endlich der, daß der erste Tarsus hier zum ersten Male verbreitert ist. Da im Verein mit dieser Verbreiterung das Glied, vor allem auf seiner Hinterseite, gleichzeitig eine wesentlich straffere, bürstenähnliche Behaarung zeigt und da es zum Eintragen des Pollens in keiner Weise mit herangezogen wird, so stellt diese Erscheinung zweifellos eine höhere Anpassung ans Abbürsten des Blütenstaubes dar.

Weiter differenziert ist der Sammelapparat von

Camptopoeum frontale F. ♀.

Auch von dieser Art war mir das Männchen nicht zugänglich, so daß ich mich wiederum auf einen Vergleich mit dem Mittelbein beschränken mußte.

Das Mittelbein von Camptopoeum frontale F. ♀. (Textfigur 3.)

Sämtliche Glieder sind abgeplattet, der Femur und die Tibia am wenigsten. Coxa, Trochanter, Femur und Tibia gleichen im großen ganzen in ihrer Gestalt wie auch in ihrer Behaarung dem

Mittelbeine der eben beschriebenen Art Dufourea vulgaris. Abweichend ist nur, daß der Femur proximalwärts auf der Unterseite eine ganz eigenartige Einbuchtung zeigt, daß seine ganze Vorderseite fast frei von Haaren ist und daß die Haare der Tibia, besonders die der Außenseite und des distalen Endes der Hinterseite länger und dichter gestellt sind. Wesentlich anders aber sieht im Gegensatz zu Dufourea das erste Tarsenglied aus, welches eine solch beträchtliche Verbreiterung erfahren hat, daß sein Durchmesser dem der Tibia gleichkommt. Zudem ist auch die Behaarung der Hinterseite dieses Gliedes im Gegensatz zur spärlichen Behaarung der Vorderseite ganz außerordentlich stark und regelmäßig ausgeprägt, so daß die Anpassung dieses Beines an das Abstreifen des Blütenstaubes wesentlich höher als bei den bisher beschriebenen Formen ist.



Textfig. 3. Camptopoeum frontale F. ♀. Rechtes Mittelbein (Hinteransicht). Vergr. 18 : 1.

Ganz anders sieht **das Hinterbein** (Taf. I, Fig. 4) aus, das im Gegensatz zum Mittelbein erheblich schlanker ist und dessen Glieder stärker abgeplattet sind.

Während hinsichtlich ihrer Gestalt die Coxa und der Trochanter den entsprechenden Gliedern von Dufourea vulgaris ♀ gleichen, zeigt der Femur nicht jene säbelartige Krümmung. Er ist vielmehr gerade, fast zylindrisch und proximalwärts etwas ausgebaucht. Außergewöhnlich lang und schmal ist die etwas nach außen gekrümmte Tibia, welche, an ihrem proximalen Ende mit einer mächtig ausgeprägten ovalen Platte beginnend, nach unten hin langsam und regelmäßig an Breite zunimmt und die doppelte Länge des Femurs erreicht. Der Metatarsus endlich hat ebenfalls eine Verbreiterung erfahren, die zwar bei weitem nicht so stark wie beim Mittelbein ausgeprägt ist, die jedoch im Verhältnis die Verbreiterung des Tarsengliedes von Dufourea fast um das Doppelte übertrifft.

Coxa und Trochanter sind spärlich und ohne Regelmäßigkeit behaart. Die Vorderseiten des Trochanters und des Femurs erscheinen mit bloßem Auge betrachtet haarlos; erst bei stärkerer Vergrößerung erkennt man überall in gleichmäßiger Dichte winzig

kleine Härchen. Auf der Oberseite und an dem distalen Ende des Femurs werden die Haare länger und mit bloßem Auge sichtbar; sie ordnen sich oberhalb der Tibia zu einem starken Schopfe, der bis auf die Vorderseite hinunterreicht und so die etwas schräg nach vorn gerichtete ovale Platte der Tibia überdeckt. Die Hinterseite trägt nur in ihrer mittleren Region lange und glatte Haare, die distalwärts langsam und regelmäßig an Größe ab-, an Dichte aber zunehmen und die durch ihre Anordnung wieder schwach bürstenartigen Charakter zeigen. Die Behaarung der Tibia ist ähnlich der von Dufourea; die langen und dichten Haare der Innen- und Vorderseite legen sich, hier allerdings in größerer Dichte, schräg um das Glied herum, und die kurzen und glatten Haare der Hinterseite liegen, direkt abwärts gerichtet, dem Gliede eng an. Das erste Tarsenglied endlich, das in der Anordnung seiner Haare ebenfalls sehr dem entsprechenden Gliede von Dufourea gleicht, unterscheidet sich von dieser Art zunächst durch die größere Dichte und Länge der Haare und dann vor allem durch das Auftreten eines an der Außenkante befindlichen Schopfes. Auch sind die Borsten der Innenkante stärker und wesentlich länger.

Schon aus der Behaarung folgt ohne weiteres, daß Coxa und Trochanter, vor allem aber der Femur am Eintragen des Pollens nicht beteiligt sein können. Das Vorhandensein der winzig kleinen Härchen auf der Vorderseite des letzteren neben den längeren Haaren auf seiner Oberseite scheint meine Annahme zu bestätigen, daß die ursprünglichste Anpassung ans Pollensammeln in einer einfachen stärkeren Behaarung sämtlicher Glieder bestanden haben wird und daß die Schienensammler erst durch Differenzierung aus diesen primitiven Schenkelsammlern entstanden sind. Camptopoeum frontale F. ♀. gehört zu den Schienensammlern. Die außerordentliche Verlängerung der Tibia und die Verbreiterung und Vergrößerung des Metatarsus veranlaßte die Reduktion des Sammelapparates auf diese beiden Glieder; die Sammelhaare am Femur wurden langsam zu jenen winzigen Härchen rückgebildet, und nur auf der Oberseite haben sich noch Reste der Sammelhaare erhalten. Deutlicher noch tritt dies bei der später beschriebenen Art Meliturga clavicornis Latr. ♀ zutage.

Mit dem Nichtgebrauch des Femurs beim Sammeln ist auch das säbelartige Aussehen dieses Gliedes wieder verschwunden. Auch ist die Hinterseite des Beines im Verhältnis nicht so stark bürstenartig ausgeprägt wie bei Dufourea, da die Bürstentätig-

keit in der Hauptsache vom Mittelbein übernommen worden ist. Aber doch steht Camptopoeum frontale F. ♀ höher als Dufourea, da die außerordentliche Verlängerung der Tibia und die Verbreiterung des Metatarsus im Verein mit der stärkeren Behaarung beider Glieder den Nichtgebrauch des Trochanters und Femurs nicht nur ausgleicht, sondern die Tätigkeit jener Teile an Wirksamkeit noch übertrifft.

Auf gleiche Stufe mit Camptopoeum frontale F. ♀ ist

Panurginus montanus Gir. ♀

zu stellen. Die Ähnlichkeit in ihren Sammelapparaten erstreckt sich nicht nur auf die Hinterbeine, sondern selbst auf die Mittelbeine, und nur in ganz geringen Unterschieden weichen beide von der eben beschriebenen Form ab. Und zwar ist beim **Hinterbein des Weibchens** (Taf. I, Fig. 5) die Gestalt des Femurs etwas schlanker und die bürstenartige Anordnung der Haare auf der Hinterseite dieses Gliedes besser ausgeprägt und auf die untere Hälfte verschoben. Statt dessen ist dann die Tibia im Verhältnis nicht ganz so lang, der Metatarsus dagegen eine Kleinigkeit breiter als bei Camptopoeum. Die Bürstentätigkeit wird bei Panurginus ♀ eben wieder weniger durch das Mittel- als durch das Hinterbein verrichtet, wodurch ersteres zum Unterschied von Camptopoeum an Breite des Tarsengliedes eingebüßt hat, zugunsten des ersten Tarsengliedes des Hinterbeines, das daher breiter und zudem stärker behaart ist als bei der vorhergehenden Art.

Im wesentlichen noch ähnliche Verhältnisse zeigt der um eine Stufe höher stehende Sammelapparat von

Meliturga clavicornis Latr. ♀.

Das Hinterbein des Männchens (Textfig. 4) ist derartig stark abgeplattet, daß sämtliche Glieder mit Ausnahme der Coxa wie schmale Platten erscheinen. Im übrigen ist hinsichtlich der Gestalt der einzelnen Glieder nur beachtenswert, daß der Femur und mehr noch die Tibia bei verhältnismäßig geringer Stärke außerordentlich langgestreckt sind. Bei letzterer ist außerdem die Außenkante merkwürdig gezähnt, was vielleicht bei der Begattung irgendeine Rolle spielen dürfte. Die ovale Platte ist nur schwach entwickelt. Der Metatarsus endlich hat in seiner proximalen Hälfte eine Verbreiterung erfahren, die dann nach dem distalen Ende hin wieder langsam verschwindet.

Während Coxa, Trochanter und die Vorderseite des Femurs unregelmäßig, doch in ziemlicher Dichte mit langen und nach hinten gerichteten Haaren bewachsen sind, zeichnet sich die Hinterseite des Femurs durch eine in der Mitte verlaufende Reihe abwärts gerichteter Haare aus, die oben in eine knopfartige Verdickung auslaufen. Nach dem distalen Ende des Femurs hin nehmen diese Haare an Größe ab, an Dicke zu, sind hier nicht mehr in einer Reihe angeordnet, stehen vielmehr in unregelmäßiger dichter Lagerung auf der ganzen oberen Hälfte. Der Büschel am distalen Ende des Femurs oberhalb der ovalen Platte, ferner der diese Platte umgebende Haarkranz und endlich auch die ganze Haarbekleidung des ersten Drittels der Hinterseite der Tibia besteht aus ebensolchen, mit einem Knopfe versehenen Haaren. Im Gegensatz zum Femur sind der übrige Teil der Tibia und der ganze Metatarsus von nur winzig kleinen Haaren bewachsen, die an ersterer auf der Hinterseite direkt abwärts, auf der Vorderseite schräg nach unten verlaufen und die an letzterem ebenso angeordnet sind wie bei Dufourea vulgaris ♂.



Textfig. 4. Meliturga clavicornis Latr. ♂. Rechtes Hinterbein (Hinteransicht). Vergr. $8^2/_3 : 1$.

Die eben erwähnten, mit einem Knopfe versehenen Haare führen in ihrem Inneren in der Mitte einen deutlich sichtbaren Kanal, so daß die Möglichkeit naheliegt, daß sie der Absonderung eines bestimmten, vielleicht mit einem besonderen Dufte versehenen Sekretes dienen, welches zur Anlockung des Weibchens bestimmt ist. Nachprüfen konnte ich diese Vermutung deshalb nicht, weil ich von Meliturga clavicornis nur trockenes Material zur Verfügung hatte. Die Ausflußöffnung dieses Sekretes wird jedenfalls in der eigenartigen Verdickung an der Spitze der Haare zu finden sein. Leider hatten die Haare an dem Präparate durch die Vorbehandlung etwas gelitten, so daß ich eine solche Öffnung nicht mit Sicherheit erkennen konnte. Doch wäre ja auch möglich

daß die Sekretflüssigkeit durch Poren von winziger Größe in dieser Verdickung nach außen gelangt.

Das Mittelbein des Weibchens (Textfig. 5) gleicht sowohl in der Gestalt der Glieder wie auch in ihrer Behaarung sehr dem Mittelbeine von Camptopoeum und Panurginus, läßt jedoch in weit stärkerem Maße erkennen, daß es beim Abbürsten des Blütenstaubes beteiligt sein muß. Und zwar erstreckt sich die so eigenartige starke Verbreiterung des ersten Tarsengliedes auch auf die anderen Tarsenglieder; außerdem sind die Bürstenhaare der Hinterseite dieser Glieder zu starken Borsten umgewandelt, die in dem unteren Drittel des Metatarsus besonders stark werden und zudem auffallend gekrümmt sind.



Textfig. 5. Meliturga clavicornis Latr. ♀. Rechtes Mittelbein (Hinteransicht). Vergr. $8^2/_3:1$.

Das Hinterbein des Weibchens (Taf. I, Fig. 6) ähnelt hinsichtlich der Gestalt der Glieder in vieler Beziehung dem Hinterbein des Männchens, doch ist die Abplattung der Glieder nicht ganz so stark ausgeprägt. Auch ist die Coxa größer, der Trochanter kürzer und stärker, vor allem aber der Femur bei weitem nicht so lang gestreckt, vielmehr kurz und plump. Die Tibia, oben mit ovaler Platte versehen, ist ebenso wie bei Camptopoeum und Panurginus nach außen säbelartig gekrümmt. Im Gegensatz zum Männchen hat jedoch vor allem der Metatarsus eine außerordentlich starke Verbreiterung erfahren. An seinem distalen Ende läuft er in eine nach außen gerichtete Spitze aus, neben der seitlich die übrigen, nicht verbreiterten Tarsenglieder einsetzen.

Groß ist im Vergleich zum Hinterbein des Männchens der Unterschied in der Behaarung, die jedoch, vor allem in ihrer Anordnung, im wesentlichen der von Camptopoeum oder Panurginus gleicht. Die Coxa ist vor allem auf der Unterseite von längeren Haaren besetzt. Die Haare des Trochanters sind auf der Vorderseite, genau wie bei Camptopoeum, winzig klein, auf der Hinterseite etwas länger. Die obere Hälfte der Vorderseite des Femurs zeigt noch die Reste ursprünglicher Sammelhaare als lange und schwach gefiederte Haare, die sich oberhalb der Platte zu einem dichten Schopfe anordnen. Auf

der unteren Hälfte der Vorderseite des Femurs sind die Haare jedoch wieder zu jenen winzig kleinen, mit bloßem Auge nicht sichtbaren Härchen reduziert. Die bürstenartige Anordnung der Haare auf der Hinterseite dieses Gliedes gleicht fast genau der von Ceratina cyanea K. ♀, ist also im Vergleich zu Camptopoeum und Panurginus stärker ausgeprägt, da sie sich auf die ganze Hinterseite erstreckt. Während die Hinterseite der Tibia, im Gegensatz zu den beiden vorhergehenden Arten, von kleineren und schwächeren Haaren bestanden ist, die infolgedessen kaum noch als Bürstenhaare in Betracht kommen, ist die Vorderseite von auffallend dicken, stark borstenartigen Haaren bekleidet, die sich in großer Regelmäßigkeit schräg um das Glied herumlegen. Etwas weniger lang, doch nicht minder borstenartig sind die dichten Haare der Vorderseite des Metatarsus: nur an dem distalen Ende der Außenkante verlieren sie langsam ihren borstenartigen Charakter und bilden hier ähnlich wie bei Camptopoeum einen allerdings weniger stark ausgegrägten Schopf. Die Bürstenhaare der Hinterseite dieses Gliedes sind zwar auch noch borstenartig, stehen jedoch denen der Vorderseite an Stärke erheblich nach.

Meliturga clavicornis Latr. ♀ gehört also zu den Schienensammlern, sie sammelt mit der Tibia und dann vor allem auch, abweichend von Camptopoeum und Panurginus, mit der Vorderseite des Metatarsus. Die Verbreiterung dieses Gliedes wird in diesem Falle also in erster Linie dem Eintragen der Pollenmassen zuzuschreiben sein, weniger dem Abstreifen des Blütenstaubes, denn der bürstenartige Charakter der Hinterseite ist infolge der kleineren Haare nicht sehr wesentlich ausgeprägt. Dasselbe gilt von der Hinterseite der Tibia. Die Funktion der Bürste ist hier eben in der Hauptsache vom Mittelbeine übernommen worden, wodurch die starken Verbreiterungen sämtlicher Tarsenglieder dieses Mittelbeines mit ihrer borstenartigen Behaarung ihre Erklärung finden.

Meliturga clavicornis Latr. ♀ steht höher als Camptopoeum und Panurginus zunächst wegen der vorgeschrittenen starken Verbreiterung des ersten Tarsengliedes. Dem stärker ausgeprägten bürstenartigen Charakter des Femurs steht gegenüber die weniger starke Entwicklung der Bürstenhaare an Tibia und dem ersten Tarsus. Der wesentlichste Fortschritt aber besteht noch darin, daß Meliturga ♀ den eingesammelten Pollen durch Anfeuchtung dicht zu einem Klumpen zusammenballt, der dann von den starken Borsten der Tibia und des ersten Tarsengliedes

getragen wird. Durch diese letztere Sammeltätigkeit zeigt Meliturga ♀ enge verwandtschaftliche Beziehungen zu den später beschriebenen Gattungen Eucera, Melitta, Macropis und Anthophora, während in dem Bau des Pollensammelapparates diese vier Gattungen von der eben betrachteten ganz erheblich abweichen.

Ungefähr auf die gleiche Stufe, um ein Weniges höher nur als Meliturga clavicornis Latr. ♀ ist die Gattung Rhophites zu stellen, von der ich die Art

Rhophites quinquespinosus Spin. ♀

untersuchte. Das Männchen fehlte mir.

Das Mittelbein des Weibchens weicht wiederum in dem Bau der einzelnen Glieder wie auch in der Anordnung der Behaarung nur unwesentlich von der vorherbeschriebenen Art Meliturga clavicornis Latr. ♀ ab. Im Gegensatz zu dieser ist bei Rhophites zunächst hinsichtlich der Gestalt der Femur etwas kürzer und plumper, der Metatarsus etwas schmäler. Die übrigen Tarsenglieder sind zwar auch breiter als die eines normalen Beines, erreichen jedoch nicht die Breite wie bei Meliturga.

Hinsichtlich der Behaarung ist als abweichend von Meliturga vor allem zu erwähnen, daß die Haare der Hinterseite des Femurs länger, die der Vorderseite des Metatarsus stark gefiedert und daß die Haare der Hinterseite dieses Gliedes etwas weniger dicht gestellt und nicht so stark borstenartig entwickelt sind. Bei den übrigen Tarsengliedern endlich haben sich die Borsten nur noch am distalen Rande der Hinterseite in starker Ausbildung erhalten. Der bürstenartige Charakter des Mittelbeines ist also weniger stark ausgeprägt, zugunsten des Hinterbeines, dessen Hinterseite daher wieder in stärkerem Maße bürstenartig behaart ist als bei Meliturga ♀.

Das Hinterbein des Weibchens (Taf. I, Fig. 7) zeigt im Bau der Coxa, des Trochanters und des Femurs ähnliche Verhältnisse wie Meliturga, mit dem geringen Unterschiede, daß die Coxa nicht ganz so breit, der Trochanter etwas stärker gekrümmt ist und daß der Femur an seinem distalen Ende auf der Unterseite eine ganz schwache Einbuchtung zeigt. Eine Umgestaltung hat vor allem die Tibia erlitten, denn sie ist im Gegensatz zu Meliturga bei weitem nicht so lang und schmal und säbelartig nach außen gekrümmt, sondern ausgeprägt keulenförmig, beginnt oben schwach mit einer mächtig entwickelten ovalen Platte, nimmt dann schnell und stetig an Breite zu und erreicht ihre größte Stärke in dem

letzten Drittel ihrer Länge. Der Metatarsus zeichnet sich wieder wie bei Meliturga durch seine beträchtliche Breite aus. Überall gleich stark, läuft er unten an der Außenseite neben der Einsatzstelle des nächsten Tarsengliedes in eine nackte und starke, zahnartige Spitze aus. Die übrigen Tarsenglieder sind normal, also nicht verbreitert.

Der Pollensammelapparat ist infolge der starken Behaarung an fast sämtlichen Gliedern, besonders an der Tibia und am ersten Tarsengliede, kräftig entwickelt. Die Vorderseiten von Coxa, Trochanter und Femur tragen in verhältnismäßig gleich starker Dichte lange und herabhängende Haare, die sämtlich dem Eintragen des Blütenstaubes dienen. Die Hinterseite der Coxa ist fast haarlos, die des Trochanters spärlich von kleinen und glatten, abwärts gerichteten Haaren bestellt. Die obere Hälfte der Hinterseite des Femurs ist bürstenartig behaart; proximalwärts sind die Haare wieder spärlicher und länger als distalwärts. Oberhalb der Platte liegt ein mächtig entwickelter Schopf. Die Hinterseiten der Tibia und des Metatarsus sind in gleicher Weise von kurzen, glatten, bürstenartigen Haaren besetzt, die an ersterer wieder direkt abwärts, an letzterem schräg nach unten gerichtet sind. An der Tibia erfolgt der Übergang von den kurzen und glatten Haaren der Hinterseite zu den außerordentlich langen und gefiederten Haaren der Vorderseite plötzlich, ohne Übergang. Letztere sind es, die in erster Linie dem Eintragen des Pollens dienen; sie legen sich in großer Dichte regelmäßig schräg um das Glied herum. Auch an dem Metatarsus erfolgt der Übergang von den kurzen, glatten Haaren der Hinterseite zu den langen, stark gefiederten und weit vom Gliede abstehenden Sammelhaaren der Vorderseite ziemlich plötzlich, ohne allmählichen Übergang. An der Innenkante, vor allem aber am Unterrande der Hinterseite dieses Gliedes wie auch an den unteren Hinterkanten der übrigen Tarsenglieder sind die Haare stark borstenartig und auffallend lang.

Die Behaarung der ganzen Hinterseite des Beines ist also wieder bürstenartig ausgeprägt. Da Rhophites quinquespinosus Spin. ♀ außer mit der Tibia und dem Metatarsus auch mit dem Femur und dem Trochanter sammelt, ist sie zu den Schenkelsammlern zu stellen. Sie steht höher als Meliturga clavicornis Latr. ♀ vor allem wegen der weitaus stärkeren Behaarung, die sich in erster Linie auf die Tibia, dann aber nicht viel minder auch auf die stark gefiederten Haare des ersten

Tarsengliedes erstreckt. Die Behaarung von Femur, Trochanter und Coxa ist noch ursprünglich, also kaum differenziert; sie gleicht noch vollkommen der von Dufourea vulgaris Schenk ♀. Der großen Länge der Tibia von Meliturga steht hier die große Breite dieses Gliedes gegenüber, während die ersten Tarsenglieder beider Arten einander direkt gleichwertig sind. Vorgeschritten ist diese Art also vor allem wegen der weitaus stärkeren und spezialisierteren Behaarung.

Halictoides dentiventris Nyl. ♀

besitzt eine nächst höhere Form des Pollensammelapparates.

Das Hinterbein des Männchens ähnelt in bezug auf die Gestalt der einzelnen Glieder ziemlich bedeutend dem Hinterbein des Weibchens. Der langen und nicht sehr breiten Coxa folgt ein ganz merkwürdig kleiner und schwacher Trochanter. Der Femur hat die Gestalt eines langgestreckten und in der Mitte ausgebauchten Zylinders, während die Tibia ähnlich wie bei Rhophites ♀ Keulenform besitzt. Der Metatarsus ist nur kurz und kaum verbreitert; die übrigen Tarsenglieder sind normal.

Coxa und Trochanter sind nicht beachtenswert von nur wenigen und kurzen Haaren bekleidet, wogegen die Haare des Femurs und der Tibia mit größerer Regelmäßigkeit angeordnet sind. Beide tragen vor allem auf ihrer Vorderseite lange und gefiederte Haare, im Gegensatz zu der aus kurzen und glatten Haaren bestehenden Haarbekleidung ihrer Hinterseite. Der Metatarsus ist vor allem wegen der außergewöhnlich schwachen Behaarung seiner Vorderseite besonders hervorzuheben.

Das Mittelbein des Weibchens (Textfig. 6) ist wieder in ganz beträchtlichem Maße dem Abstreifen des Blütenstaubes angepaßt. Es gleicht hinsichtlich der Gestalt der Glieder dem Mittelbeine von Rhophites quinquespinosus Spin. ♀, unterscheidet sich von diesem nur durch eine weitaus stärkere Verbreiterung des ersten Tarsengliedes, die selbst nicht vom Hinterbein des Weibchens erreicht wird.

Größer sind die Abweichungen in der Anordnung der Behaarung, die mehr als zuvor bürstenartig ausgeprägt ist. Zum Unterschied von Rhophites erstrecken sich die kurzen, glatten und an sämtlichen Gliedern stets abwärts gerichteten Haare der Hinterseite des Beines sogar bis auf den Trochanter und die Coxa. Die Hinterseite des Femurs ist ganz besonders dicht mit kurzen

und glatten Haaren besetzt, die mit dem allmählichen Übergang auf die Unterseite stärker und nahezu borstenartig werden. Tibia und Metatarsus sind ähnlich behaart wie bei Rhophites, nur ist auch hier die Behaarung intensiver und an letzterem borstenartig ausgeprägt.

Das Hinterbein des Weibchens (Taf. I, Fig. 8) von Halictoides dentiventris Nyl. gleicht in der Gestalt sowohl dem Hinterbein des Männchens wie dem Hinterbein des Weibchens von Rhophites. Von ersterem unterscheidet es sich dadurch, daß zunächst die Coxa, vor allem aber der Trochanter stärker gebaut sind. Der Femur ist im Verhältnis mehr langgestreckt und wieder schwach säbelartig gekrümmt. Die Tibia, die auch hier wieder eine ovale Platte trägt, ist nur eine geringe Kleinigkeit breiter, wohingegen der Metatarsus bei verhältnismäßig gleicher Länge die doppelte Breite besitzt als beim Männchen. Auch er ist unten wie bei Rhophites an der Außenkante in eine allerdings etwas schwächer ausgebildete Spitze ausgezogen. In bezug auf die Gestalt der Glieder dürfte also als Anpassung ans Sammeln vor allem die säbelartige Krümmung des Femurs und die Verbreiterung des Metatarsus anzusehen sein.



Textfig. 6. Halictoides dentiventris Nyl. ♀. Rechtes Mittelbein (Hinteransicht). Vergr. 18 : 1.

Größere Anpassung aber zeigt sich in der weitaus stärkeren Behaarung des Hinterbeines, die sich vor allem auf die Vorderseiten sämtlicher Glieder erstreckt. Coxa und Trochanter tragen nur auf ihrer Unterseite Haare, welche bei letzterem länger und zudem stärker gefiedert sind als bei ersterer. Recht lang und außerordentlich stark gefiedert sind die Sammelhaare der Vorder- und Unterseite des Femurs; sie legen sich dem Gliede eng an und hängen lang nach unten herab. Die Hinterseite des Femurs gleicht dagegen vollkommen in ihrer Behaarung dem entsprechenden Teile des Männchens: auf der oberen Hälfte sind die Haare glatt und weniger lang als auf der unteren, wo sie allmählich die Länge der Haare der Vorderseite erreichen und auch wie diese stark gefiedert sind. Dadurch geht der bürstenartige Charakter dieses Gliedes fast völlig verloren. Der Büschel oberhalb der Platte ist nur schwach entwickelt. Auch die Hinterseite der Tibia gleicht

in ihrer Behaarung der Hinterseite des Männchens, doch sind die Haare zahlreicher und länger. Auf der Vorderseite legen sie sich in gleicher Weise wie bei Rhophites eng und mit großer Regelmäßigkeit schräg um das Glied herum, erreichen zwar nicht ganz die Länge jener Art, stehen dagegen wesentlich dichter und zahlreicher und sind zudem stark gefiedert. Im Gegensatz zu Rhophites ist die Vorderseite des Metatarsus weniger stark behaart; die Haare sind kürzer, nur schwach gefiedert und nach unten gerichtet.

Halictoides dentiventris Nyl. ♀ gehört also zu den Schenkelsammlern. Sie trägt den Blütenstaub in erster Linie mit dem Femur und der Tibia ein, zieht aber gleichzeitig auch den Trochanter und den Metatarsus und in ganz geringem Maße selbst die Coxa mit zum Eintragen heran. Die Hinterseite des Hinterbeines hat also den bürstenartigen Charakter ihrer Behaarung ziemlich eingebüßt; sie wird in ihrer Funktion ersetzt durch das Mittelbein. Der Metatarsus hat infolgedessen an Breite wieder wesentlich abgenommen. Auch erreichen die Sammelhaare der Vorderseite der Tibia nicht die Länge wie bei Rhophites quinquespinosus Spin ♀. Trotzdem ist der Sammelapparat von Halictoides höher zu stellen, zunächst wegen der schlankeren, mehr säbelartigeren Gestaltung des Femurs, dann vor allem wegen der weitaus stärkeren Behaarung sämtlicher Glieder mit Ausnahme des Metatarsus und endlich wegen der hohen Differenzierung der stark gefiederten Haare.

Ganz wesentlich höher als die Gattung Halictoides steht die Gattung Halictus, von der ich zunächst die Art

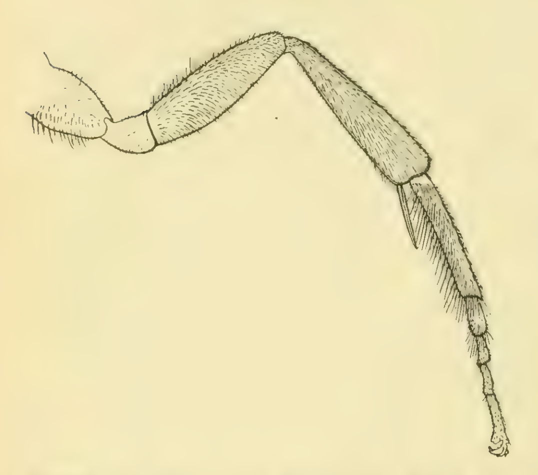
Halictus calceatus Scop.

untersuchte. Nicht nur im Vergleich zur vorhergehenden Art sind wesentliche Unterschiede fortschrittlicher Natur vorhanden, sondern vor allem ist die Differenzierung des weiblichen Hinterbeines durch die Anpassung ans Sammeln im Vergleich zum Hinterbeine des Männchens derartig groß, wie sie bisher bei keiner der beschriebenen Formen aufgetreten ist.

Das Hinterbein des Männchens (Textfig. 7) ist aus langen und schlanken Gliedern zusammengesetzt, die mit Ausnahme des Metatarsus nicht abgeplattet sind. Der starken und in ihrem ersten Drittel etwas eingebuchteten Coxa folgt ein nur kurzer und kaum gekrümmter Trochanter. Diesem schließt sich ein langgestreckter und in der Mitte überall gleich stark ausgebauchter

Femur an, auf den seinerseits wieder eine ausgeprägt kegelförmige Tibia folgt. Der Metatarsus ist lang und schmal.

Ebenso einfach ist die Behaarung des Beines; sie setzt sich größtenteils aus kurzen und glatten Haaren zusammen, die die Hinterseite in etwas größerer Dichte bekleiden als die Vorderseite. Nur die Unterseite der Coxa und die Vorderseite des Femurs zeichnen sich durch den Besitz von etwas längeren und schwach gefiederten Haaren aus, im besonderen Gegensatz zum Trochanter, der überall nur winzig kleine, kaum sichtbare Härchen



Textfig. 7. Halictus calceatus Scop. ♂. Rechtes Hinterbein (Hinteransicht). Vergr. 18 : 1.

Textfig. 8. Halictus calceatus Scop. ♀. Rechtes Mittelbein (Hinteransicht). Vergr. 18 : 1.

trägt. Die Borsten der Innenkante des Metatarsus sind verhältnismäßig lang.

Das Mittelbein des Weibchens (Textfig. 8) verhält sich ebenfalls in mancher Beziehung abweichend von den bisher beschriebenen Formen, zeigt aber doch die dem Mittelbein so typische bürstenartige Behaarung. Die Unterschiede erstrecken sich eben in der Hauptsache auf die Gestalt der einzelnen Glieder. Zunächst ist der Trochanter erheblich stärker und in der Mitte gar angeschwollen, wodurch er ein helmartiges Aussehen gewinnt. Vor allem aber ist der Femur im Gegensatz zu den bisherigen Formen auffallend lang und schmal, doch scheint seine Stärke bei den verschiedenen Individuen etwas zu variieren. Die mittlere Ausbuchtung der Tibia ist etwas stärker, die Verbreiterung des verhältnismäßig langgestreckten Metatarsus bei

weitem nicht so erheblich ausgeprägt wie bei Halictoides, übertrifft dagegen die Breite des entsprechenden Gliedes des männlichen Hinterbeines fast noch um das Doppelte.

In der Anordnung der Behaarung gleicht das Mittelbein, wenn von unwesentlichen Abweichungen abgesehen wird, ziemlich dem Mittelbeine von Halictoides dentiventris Nyl. ♀. Nur ist die Hinterseite des Trochanters und vor allem die des Femurs bei weitem nicht so stark bürstenartig behaart wie bei jener Art.

Das Hinterbein des Weibchens (Taf. I, Fig. 9) hat im Vergleich zum Hinterbein des Männchens also die größten Umbildungen erfahren. Coxa und Trochanter besitzen noch die gleiche Gestalt wie beim Männchen, sind jedoch sehr viel größer und stärker. Der Femur aber, der zunächst im Verhältnis etwas länger und ebenfalls stärker ist als beim männlichen Hinterbein, zeigt im Gegensatz zu diesem auf der Unterseite seiner distalen Hälfte eine derartig starke Einbuchtung, daß die dadurch erzielte säbelartige Krümmung des ganzen Gliedes diejenige aller bisher aufgetretenen Formen noch um ein Beträchtliches übertrifft. Die Tibia, mit ganz schwach angedeuteter ovaler Platte, ist zwar im Verhältnis ebenso lang wie beim Männchen, ist jedoch bei weitem nicht so regelmäßig kegelförmig gestaltet wie dort, insofern sie distalwärts wieder etwas an Breite abnimmt, gegenüber der im zweiten Drittel erreichten größten Breite. Die Länge des Metatarsus ist dieselbe wie beim Männchen; an Breite erreicht dies Glied das doppelte Maß.

Weit mehr als in der Gestalt liegt der große Unterschied in der Behaarung. Sie erstrekt sich auf sämtliche Glieder, und zwar sind die Haare nicht nur ganz erheblich länger, sondern auch dichter und zudem außergewöhnlich stark gefiedert, verzweigt oder verästelt. Die Coxa ist ringsherum von langen Haaren besetzt, die auf der Vorderseite schwach gefiedert, auf der Hinterseite glatt und nicht so zahlreich gestellt sind wie auf der Vorderseite. Der Trochanter zeigt vor allem auf der Unterseite lange und stark gefiederte Haare, die die Länge der Haare des Femurs erreichen und auch wie diese lang nach unten herabhängen. An den Seiten werden sie in langsamem Übergang kürzer; oben stehen sie spärlich. Der Femur vereint hier die Anordnung der Haare mit der säbelartigen Krümmung in der vorzüglichsten Weise zu einem sehr vollkommenen Sammelapparat. Die ganze Vorderseite des Femurs trägt lange und mächtig ge-

fiederte Haare, die sich nach vorn um das Glied herumlegen und dann herabhängen. Ihre größte Länge erreichen die Haare am proximalen Ende des Femurs; hier biegen sie sich in einem mächtigen Bogen nach vorn um die durch die säbelartige Krümmung entstandene Einbuchtung herum. Haare von fast genau derselben Länge und Krümmung an Unter- und Hinterseite des proximalen Endes ergänzen sich mit denen der Vorderseite zu einem dichten Haarkomplex. Die eingebuchtete Stelle selbst trägt dann nur ganz vereinzelte und schwach gefiederte Haare, während distalwärts der Einbuchtung wieder in größerer Dichte sowohl auf der Vorder- und Unter-, wie auch auf der Hinterseite lange und in entgegengesetzter Richtung gekrümmte Haare stehen, deren Spitzen sich mit den proximal stehenden Haaren verbinden. Dadurch ist ein von Haaren umschlossener Raum geschaffen, der in vorzüglicher Weise befähigt ist, größere Pollenmengen heimzutragen, indem die in entgegengesetzter Richtung gekrümmten Haare den durch die säbelartige Einbuchtung noch vergrößerten Raum in ihrer Gesamtheit wie ein Paar Arme umspannen. Daß die Haare in dieser Lage verharren, auch wenn dieser Raum mit Pollen gefüllt ist, wird dadurch ermöglicht, daß sie außerordentlich stark und lang verzweigt sind und daß die Verzweigungen der Haare des proximalen Endes sich mit denen des distalen Endes verfangen. In besonders klarer Weise zeigt diese Einrichtung die Art Halictus affinis Schenck ♀, wegen der ich auf Taf. I, Fig. 10 verweise. Außer diesem Raume dienen auch noch die Haare der ganzen Vorderseite zum Eintragen der Pollenmassen. Die obere Hälfte der Hinterseite des Femurs ist dagegen wieder von kurzen, glatten und schräg abwärts gekrümmten Haaren besetzt, welche bürstenartigen Charakter besitzen. Ich schließe aus ihrer Anordnung, daß sie es sind, die den Blütenstaub abbürsten, der sich dann einfach in den oben beschriebenen, stark gefiederten Haaren, die die Krümmung umgeben, verfängt, sich anhäuft und allmählich jenen Raum ausfüllt. Um die Vorderseite der Tibia legen sich die Haare wieder schräg und eng angeschmiegt herum. Ihre größte Länge erreichen sie an dem nach innen gerichteten Teile, auch tragen sie hier in ähnlicher Weise wie bei Ceratina cyanea K. ♀ mehrere nach oben gerichtete, lange Seitenäste. Diese nehmen an den Haaren des mittleren Teiles der Vorderseite langsam und stetig an Zahl ab, bis die Haare schließlich glatt und an der Außenseite endlich in einer andersartigen Weise von neuem gefiedert werden. Die Hinterseite der Tibia ist zwar

ebenfalls entsprechend den vorhergehenden Arten von glatten und abwärts gerichteten Haaren bekleidet, doch haben diese, da sie länger und weniger borstenartig sind, in ihrem bürstenartigen Charakter etwas eingebüßt. Stark bürstenartig dagegen sind die Haare der Hinterseite des Metatarsus; sie sind wie üblich angeordnet und stehen außerordentlich dicht. An dem distalen Ende der Außenkante befindet sich ein stärkerer Schopf aus feineren und längeren Haaren. Spärlich, lang und abwärts gerichtet, zudem stark gefiedert sind die Haare der Vorderseite. An den hinteren Unterkanten sämtlicher Tarsenglieder sind die Haare zu langen Borsten umgewandelt.

Halictus calceatus Scop. ♀ gehört also zu den Schenkelsammlern; sie trägt den Blütenstaub in erster Linie mit dem Schenkel und mit der Schiene ein, wogegen der Trochanter nur wenig daran beteiligt ist, noch weniger aber der Metatarsus.

Zwar ist Behaarung der einzelnen Glieder nicht so intensiv wie bei Halictoides dentiventris Nyl. ♀, außerdem ist die Tibia und der Metatarsus nicht so stark entwickelt, trotzdem aber ist Halictus calceatus Scop. ♀ erheblich höher zu stellen als jene Art vor allem wegen der eigenartigen Anordnung der Haare am Femur im Verein mit der stärker säbelartigen Krümmung dieses Gliedes, dann aber auch wegen der so mächtigen Differenzierung der Haare selbst.

Außer der eben beschriebenen Art habe ich von der Gattung Halictus noch untersucht: H. maculatus Sm., H. affinis Schenck, H. sexcinctus F., H. tetrazonius K., H. villosulus K., H. fulvicornis K. und H. leucozonius Schrank. Die Hinterbeine des Männchens aller dieser Arten gleichen vollkommen dem von H. calceatus Scop., nur bei H. maculatus Sm. ♂ ist der Metatarsus etwas breiter. Auch die Hinterbeine des Weibchens aller oben angeführten Arten waren gebaut, wie es oben von H. calceatus Scop. beschrieben wurde, nur in der Dichte der Behaarung zeigten sich ganz geringe Schwankungen, auch ist bei einigen der Arten die ovale Platte an der Außenseite der Tibia etwas stärker ausgeprägt.

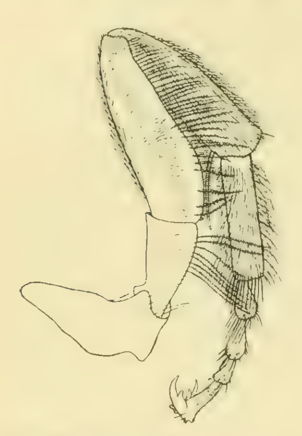
Mit Halictus calceatus Scop. ♀ auf ungefähr gleiche Stufe zu stellen ist die Art

Colletes picistigma Thoms. ♀.

Höher als Halictus steht sie nicht, doch ist der Sammelapparat erheblich besser entwickelt als bei Halictoides. Das Männchen fehlte mir.

Das Mittelbein des Weibchens (Textfig. 9) hat seinen bürstenartigen Charakter stark eingebüßt. Trochanter und Femur sind länger als bei Halictoides. Die Tibia, im Verhältnis zum Femur wesentlich kürzer, ist überall gleich breit. Länger als bei Halictoides ist der erste Tarsus, der direkt rechteckige Gestalt besitzt. Die übrigen Tarsenglieder sind normal gebaut.

Wenn von der geringeren Dichte abgesehen wird, so ist die ganze Vorderseite des Beines ebenso behaart wie bei Halictoides. Dasselbe gilt auch von der Behaarung der Hinterseite des Trochanters und des Femurs, doch haben diese Haare, da sie gleichzeitig erheblich feiner und auch länger sind, ihren bürstenartigen Charakter fast verloren. Merkwürdig sind die außergewöhnlich langen und stark gefiederten Haare an der Unterseite beider Glieder. Im Gegensatz zu Halictoides ist die Hinterseite der Tibia ganz mit glatten und abwärts gerichteten Haaren bestellt, während die Hinterseite des ersten Tarsus wieder der von Halictoides gleicht. Hervorzuheben ist noch besonders, daß die Haare an den hinteren Unterkanten sämtlicher Tarsenglieder zu außergewöhnlich langen und steifen Borsten umgewandelt sind.



Textfig. 9. Colletes picistigma ♀. Rechtes Mittelbein (Hinteransicht). Vergr. 18 : 1.

Am Hinterbein des Weibchens (Textfig. 10 und Taf. I, Fig. 11) gleichen Coxa und Trochanter hinsichtlich ihrer Gestalt denen von Halictoides, nur sind sie stärker entwickelt, auch ist der Trochanter nicht so sehr gekrümmt. Der Femur ist wesentlich länger als bei jener Art und stärker säbelartig nach oben gebogen, doch erreicht er den Krümmungsgrad von Halictus nicht. Die Tibia, an Länge dem Femur gleich, nimmt nur in ihren ersten beiden Dritteln, und zwar nur an der Außenseite, an Breite zu; ihre innere Begrenzungskante ist gerade. Eine ovale Platte fehlt. Überall gleich stark, rechteckig und im Verhältnis breiter als bei Halictoides ist der Metatarsus. Das zweite Tarsenglied hat in seinem distalen Teile eine Verbreiterung erfahren, im Gegensatz zu den übrigen, normal gebauten Tarsengliedern.

Die Behaarung der Coxa erstreckt sich fast nur auf die Unterseite; ihre Haare sind lang und gefiedert. Wesentlich länger und gleichzeitig stärker gefiedert sind die Haare der Vorder- und Unterseite des Trochanters: sie deuten schon den später bei den Andrenenweibchen so stark entwickelten Schopf an. Die Haare der Hinterseite sind weniger lang und zumeist auch glatt. Der Femur ist auf seiner ganzen Vorder- und Unterseite dicht von außerordentlich langen und stark gefiederten Haaren bekleidet, die lang nach unten herabhängen, im Gegensatz zur Hinterseite dieses Gliedes, die besonders am distalen Ende kurze und glatte Haare trägt. Die Vorderseite dient zum Eintragen, die Hinterseite zum Abbürsten des Blütenstaubes. Die Vorderseite der Tibia ist in ähnlicher Weise und auch in gleicher Dichte wie bei Halictoides von langen und stark verzweigten Haaren umgeben, die ebenfalls nach der Außenseite hin allmählich glatt werden, an der Außenseite selbst jedoch nicht wiederum gefiedert sind, sondern glatt bleiben und fast borstenartige Gestalt annehmen. Die Behaarung der Hinterseite besteht aus längeren, glatten und steif abwärts gerichteten Haaren. Ebenso sind sämtliche Haare des Metatarsus glatt und abwärts gerichtet. Insbesondere wird der bürstenartige Charakter der Hinterseite dieses Gliedes noch bedeutend vergrößert dadurch, daß fast sämtliche Haare, auffallend stark aber die Haare am hinteren Unterrande, zu abwärts gerichteten, steifen Borsten umgebildet sind, die eine tiefe Spiral-



Textfig. 10. Colletes picistigma ♀. Rechtes Hinterbein (Hinteransicht). Vergr. 18 : 1.

rinne tragen. Auch die Borsten am hinteren Unterrande des zweiten Tarsengliedes sind ganz ähnlich beschaffen und stehen denen des ersten an Länge und Stärke kaum nach, während die Borsten der übrigen Tarsenglieder kürzer, immerhin aber noch erheblich stärker als bei allen vorhergehenden Formen sind.

Colletes picistigma ♀ sammelt in der Hauptsache mit dem Trochanter, dem Femur und mit der Tibia, nur schwach sind an dieser Tätigkeit auch Coxa und erstes Tarsenglied beteiligt; sie ist also Schenkelsammler.

Über die systematische Stellung von Colletes hat man sich lange und viel gestritten, und auch jetzt ist man sich noch nicht darüber im klaren. So hielt man sie seit KIRBY als sehr nahe verwandt mit Prosopis. VERHOEFF betrachtete 1892 Prosopis noch als „Vorstufe von Colletes" und SCHMIEDEKNECHT stellt sie in seinen „Hymenopteren Mitteleuropas" 1907 ebenfalls noch zu den Urbienen. MÜLLER dagegen läßt sie aus Andrena sich entwickeln und FRIESE endlich betrachtet sie wieder als nahe verwandt mit Prosopis, ohne jedoch die großen Ähnlichkeiten mit Andrena von der Hand zu weisen. DEMOLL weist nun in seiner Arbeit über die Mundteile der Bienen nach, daß in den Mundwerkzeugen „eine besonders nahe Verwandtschaft mit Prosopis nicht zu konstatieren ist", er stellt sie von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet „entschieden Andrena näher". Dasselbe möchte ich auf Grund des Baues der Pollensammelapparate tun, denn eine gewisse Ähnlichkeit beider Sammelapparate erstreckt sich nicht nur auf die Gestalt der Glieder (vergl. Taf. III, Fig. 19a u. b.), sondern auch auf ihre Behaarung. Vor allem ist hier auch schon die den Andrenenarten so eigentümliche Trochanterhaarlocke schwach angedeutet.

Gleichzeitig aber läßt der Pollensammelapparat die größte Ähnlichkeit mit Halictoides nicht verkennen. Zwar fehlt hier bei Colletes die ovale Platte, doch gleichen im übrigen die entsprechenden Glieder in ihrer Gestalt sich ganz bedeutend. Als Fortschritt gegenüber Halictoides ist die stärkere Krümmung des Femurs, die größere Verbreiterung des ersten Tarsengliedes und in bezug auf die Behaarung die schwach ausgebildete Trochanterhaarlocke anzusehen. Dazu kommt, daß die Hinterseite des Beines stärkeren bürstenartigen Charakter trägt und daß auch die Differenzierung der einzelnen Haare insofern etwas vorgeschritten ist, als die Borsten des ersten Tarsengliedes und die der Hinterseite der Tibia mit tiefer Spiralrinne versehen sind.

Nach dem Pollensammelapparat zu schließen möchte ich deshalb Colletes neben Halictus von Halictoides ableiten als eine zu Andrena hinführende Übergangsform.

Mit Colletes besitzt sehr viel Ähnlichkeit in der Gestalt der einzelnen Glieder, ist aber in der Behaarung wesentlich vorgeschritten, die nächst höhere Form des Pollensammelapparates, wie sie anzutreffen ist bei

Panurgus calcaratus Scop. ♀.

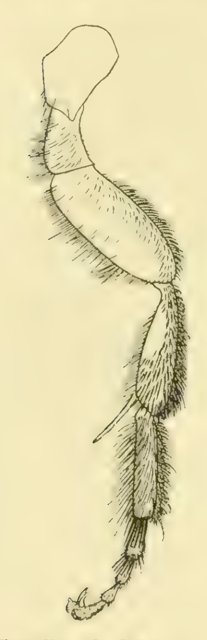
Das Hinterbein des Männchens (Textfig. 11) zeigt hier merkwürdige Erscheinungen, die als Hilfsorgane bei der Begattung anzusprechen sind. Das ganze Bein hat dadurch mehr oder weniger eine Umformung erlitten, so daß es nur in gewisser Beziehung zum Vergleich mit dem Hinterbein des Weibchens herangezogen werden kann. Die Coxa ist lang, der Trochanter kurz und wie üblich gekrümmt. Der zylindrische und stark abgeplattete Femur zeigt ein solches Hilfsorgan zur Begattung in Gestalt eines auf der Unterseite befindlichen großen Höckers, der beim Festhalten des Weibchens eine Rolle spielt. Ebenso ist die mächtig keulenförmige Tibia in Anpassung an die Funktion des Festhaltens des Weibchens umgebildet, denn so deute ich mir die auffallende, nach außen gerichtete Krümmung dieses Gliedes, die durch die mächtige untere Anschwellung, besonders auf der Innenseite, noch verstärkt wird. Diese Krümmung wirkt dann im Verein mit dem Höcker des Femurs in ausgezeichneter Weise als Klemme, zumal die Tibia auf der Innenseite gleichzeitig eine Kante bildet. Nicht sehr lang und nur schmal ist der erste Tarsus.



Textfig. 11. Panurgus calcaratus Scop. ♂. Rechtes Hinterbein (Vorderansicht). Vergr. 18 : 1.

Die Behaarung des Beines ist nur unregelmäßig ausgebildet. Beachtenswert sind besonders die längeren und gefiederten Haare der Oberseite und der oberen Hälfte der Vorderseite des Femurs, die ähnlich beschaffenen Haare der Außenseite der Tibia und endlich die ganze Haarbekleidung des Metatarsus, die auf der Vorderseite aus nur spärlichen und gefiederten, auf der Hinterseite aus dichteren, glatten und kurzen Haaren besteht.

Das Mittelbein des Weibchens (Textfig. 12) ist wieder in besserer Weise dem Abbürsten des Blütenstaubes angepaßt als bei der vorhergehenden Art. Es besitzt wieder den typischen Bau und gleicht im wesentlichen dem Mittelbeine von Halictoides dentiventris Nyl. ♀. Hinsichtlich der Gestalt der Glieder ist als abweichend nur zu bemerken, daß der erste Tarsus länger, dafür aber wesentlich schmäler ist.



Textfig. 12. Panurgus calcaratus Scop. ♀. Rechtes Mittelbein (Hinteransicht). Vergr. 18 : 1.

Die Behaarung weicht etwas mehr von jener Art ab, da sie nicht so stark bürstenartig ausgeprägt ist. In der Anordnung der Haare der Vorderseite gleicht das Bein demjenigen von Halictoides. Auf der Hinterseite haben Coxa, Trochanter und Femur, da sie nur spärlich von kleinen, glatten Haaren bestellt sind, nur schwach bürstenartigen Charakter. Als Bürstenhaare fungieren vor allem die Haare der Tibia und des ersten Tarsus, die daher in ihrer Anordnung wieder den Haaren von Halictoides gleichen. Auffallend sind die starken und langen Borsten an den hinteren Unterrändern der Tarsenglieder, besonders des Metatarsus.

In ähnlicher Weise wie das Mittelbein wirkt auch das Vorderbein als Bürste, denn ich habe beobachtet, wie das sammelnde Weibchen von Panurgus mit Vorder- und Mittelbeinen die Pollenmengen in die dichte Haarbekleidung des Hinterbeines strich. Dabei wälzte sich das Tierchen abwechselnd von der einen Seite auf die andere, so daß es zur Zeit stets nur mit den Beinen der einen Seite beim Einsammeln tätig war.

Das Hinterbein des Weibchens (Textfig. 13 und Taf. I, Fig. 12) gleicht also, was die Gestalt der Glieder anbetrifft, zu-

meist der vorhergehenden Art Colletes picistigma ♀; der wesentlichste Fortschritt gegenüber dieser Form liegt weniger in einem Unterschied in der Gestalt der Glieder als in einer mächtigen Entwicklung der Behaarung.

Coxa und Trochanter, vor allem erstere, sind stärker ausgebildet als beim Männchen. Der Femur ist im Verhältnis etwas kürzer, dafür ebenfalls stärker und zum Unterschied von Colletes nicht säbelartig gekrümmt, vielmehr aufgetrieben und plump. Beträchtlich länger als der Femur ist die nur ganz schwach nach außen gekrümmte Tibia, die aber sonst ähnlich wie bei Colletes fast regelmäßig nach unten hin keulenartig an Stärke zunimmt und oben wieder eine ovale Platte trägt. Dieselbe Länge wie beim Hinterbein des Männchens hat der erste Tarsus, der hier jedoch in entsprechender Weise wie bei Colletes durch Anpassung ans Abbürsten des Pollens wieder fast die doppelte Breite erreicht als beim Männchen. Unten an der Außenkante ist er in eine schwache Spitze ausgezogen.



Textfig. 13. Panurgus calcaratus Scop. ♀. Rechtes Hinterbein (Hinteransicht). Vergr. 18 : 1.

Die Behaarung des Hinterbeines des Weibchens ist durch die außerordentliche Länge und Dichte der Haare derartig abweichend vom Männchen, daß ein näherer Vergleich in der Behaarung kaum noch von Wert ist. Die Coxa trägt längere und gefiederte Haare fast nur auf der Unterseite, während der Trochanter wieder in gleicher Weise wie bei Colletes auf Vorder-, Unter- und Hinterseite längere Haare trägt, die jedoch wegen der sehr viel beträchtlicheren Länge der Haare der übrigen Glieder bei weitem nicht so auffallen. Sie zeichnen sich bereits durch den ganz merkwürdigen Charakter aus, der dieses Panurgus-Weibchen von allen anderen untersuchten Arten unterscheidet und der sich auch sonst nirgends wieder vorfand. Denn die Haare von fast sämtlichen Gliedern, mit Ausnahme der Coxa und der letzten Tarsen, sind

mehr oder weniger stark und auffallend wellenförmig gekrümmt. Leider habe ich von den beobachteten Weibchen nur ein Individuum gefangen, so daß ich nicht mit Sicherheit feststellen konnte, ob diese wellenförmige Struktur der Haare nicht etwa auf Konservierung zurückzuführen ist. Doch halte ich letzteres deshalb für ausgeschlossen, weil ich bei genauerem Studium der Haare fand, daß kurze, spitze, dornartige Seitenzweige in unregelmäßiger Folge stets der konvexen Krümmung der Welle ansaßen, nie aber an einer konkaven Krümmung oder in einem Wellentale auftraten. Vor allem kommt diese wellenförmige Eigenschaft den Haaren der Tibia und denen des Femurs zu. Die Haarbekleidung des letzteren ist zum Unterschied von Colletes stärker in Sammel- und Bürstenhaare differenziert. Oberseite und obere Hälfte der Vorderseite tragen lange und stark gewellte Haare in großer Dichte, die, nach unten herabhängend, sich um das Glied herumlegen und zum Eintragen des Blütenstaubes dienen. Sie bedecken durch ihre Länge vollständig den unteren, haarfreien Teil der Vorderseite dieses Gliedes. Oberhalb der ovalen Platte am distalen Ende des Femurs verlieren die Haare langsam ihre charakteristische wellenförmige Beschaffenheit; sie ordnen sich hier wieder zu einem Büschel und sind in der gewöhnlichen Weise gefiedert. Direkt auffallend wirkt die Haarbekleidung der Hinterseite des Femurs im Vergleich zu derjenigen der anderen Glieder. Die Haare lassen hier durch ihre glatte und fast borstenartige Beschaffenheit deutlich erkennen, daß sie als Bürste fungieren. Sie sind deshalb wieder wie stets zuvor angeordnet: Proximalwärts lang und nicht sehr dicht, werden sie distalwärts kürzer, straffer und erheblich zahlreicher. Die Tibia ist zum Unterschied von Colletes rund herum von ganz außerordentlich langen, herabhängenden und stark gewellten Haaren bekleidet, die das ganze Glied überall in gleicher Stärke umgeben und die sowohl auf der Vorder- wie auf der Hinterseite als Sammelhaare dienen. Und ähnlich wie die Tibia ist auch der erste Tarsus erheblich weiter in der Behaarung gegenüber der vorhergehenden Art vorgeschritten. Die ganzen Haare der Vorderseite sind noch entsprechend der Tibia lang und stark gewellt; sie hängen direkt nach unten herab. Ganz langsam werden sie jedoch über die Außenkante hinübergehend auf der Hinterseite glatt, richten sich allmählich schräg nach unten, werden nach und nach borstenartig und sind an der Innenkante und besonders an der hinteren Unterkante zu direkten, steifen Borsten geworden.

Die Hinterseite trägt also entsprechend dem Femur und in Übereinstimmung mit Colletes wieder stark bürstenartigen Charakter.

Panurgus calcaratus Scop. ♀ ist also ähnlich Colletes Schenkelsammler. Die Fortschritte gegenüber Colletes liegen vor allem in einer ganz erheblich stärkeren Entwicklung der Haare, die gleichzeitig so eigenartig differenziert sind. Die Bürstenfunktion der Hinterseite ist durch die langen Sammelhaare der Hinterseite der Tibia etwas beeinträchtigt, ist jedoch am Femur stärker als bei Colletes ausgeprägt. Etwas eingebüßt in seiner Funktion als Bürste hat der erste Tarsus: er ist im Vergleich zu Colletes etwas schmäler. Das Glied spielt hier eine größere Rolle als Sammelorgan. Dafür hat dann das Mittelbein eine größere, bürstenartige Ausbildung erfahren.

Die außerordentlich langen Haare, die uns in solcher Länge bisher noch nicht begegnet sind, fallen am lebenden Tiere weniger auf, da sie sich lang herablegen und infolgedessen den Gliedern eng anliegen. Bei der nächst höheren Form, die in der Entwicklung ihrer Behaarung noch um ein ganz erhebliches Stück vorgeschritten ist, kommt diese Behaarung auch im Leben augenfälliger zur Geltung. Es ist die Gattung Dasypoda, von der ich

Dasypoda plumipes Panz.

untersuchte. Bei ihr erreicht die starke Behaarung, die bei Panurgus angebahnt wurde, ihr Maximum.

Das Hinterbein des Männchens (Textfig. 14) eignet sich hier wieder mehr zu einem Vergleich, da es besondere Anpassungen an den Begattungsvorgang wie bei Panurgus calcaratus Scop. ♂ nicht zeigt. Sämtliche Glieder sind langgestreckt und nicht sehr stark entwickelt. Insbesondere ist der Metatarsus derartig lang ausgezogen, daß er die Länge der Tibia erreicht. Letztere ist dann insofern noch besonders bemerkenswert, als sie auf ihrer Vorder- und Hinterseite je eine schwache Kante trägt.

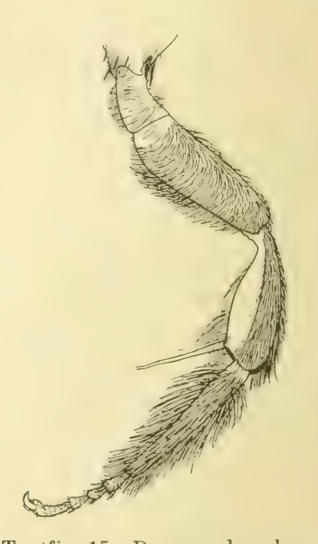
Im Gegensatz zur Vorderseite des Beines, die fast an sämtlichen Gliedern in nicht sehr großer Dichte mit längeren und ziemlich gleichartigen Haaren bewachsen ist, ist die Hinterseite recht unregelmäßig von verschiedenartig gestalteten Haaren bestanden. Vor allem gilt dies von dem Femur und der Tibia, indem erstere distalwärts kurze Haare trägt, proximalwärts fast haarlos ist und an der Unterkante eine Reihe längerer Haare aufweist, während letztere auf dem zwischen den beiden Kanten gelegenen, inneren Teile kleine, schwach ausgebildete Härchen

zeigt, im Gegensatz zu den langen und stärkeren Haaren ihres äußeren Teiles.

Das Mittelbein des Weibchens (Textfig. 15) weicht in mancher Beziehung von den bisherigen typisch gebauten Mittelbeinen der anderen Arten ab, hat aber doch seinen bürstenartigen Charakter durchaus nicht verloren. Zum Vergleich ziehe ich hinsichtlich der Gestalt der Glieder das Mittelbein von Colletes picistigma ♀ (vgl. Textfig. 9) heran. So läßt zunächst der Femur die untere Ausbuchtung vermissen, auch ist er bei verhältnismäßig gleicher Länge weniger stark. Dann ist die Tibia



Textfig. 14. Dasypoda plumipes Panz. ♂. Rechtes Hinterbein (Hinteransicht). Vergr. $8^2/_3$: 1.



Textfig. 15. Dasypoda plumipes Panz. ♀. Rechtes Mittelbein (Hinteransicht). Vergr. $8^2/_3$: 1.

wesentlich kürzer, aber beträchtlich stärker als bei jener Art; in der Mitte ihrer Länge zeigt sie eine starke Ausbuchtung, wodurch sie typisch keulenförmig erscheint. Gleichzeitig bildet sie entsprechend dem männlichen Hinterbeine auf der Vorder- und Hinterseite je eine schwache Kante. Endlich hat der erste Tarsus wesentlich an Länge zugenommen, dafür aber an Breite eingebüßt.

Weniger macht sich der Unterschied in der Behaarung bemerkbar. Sie ist wieder ausgeprägt bürstenartig und ähnelt in ihrer Anordnung sehr derjenigen von Halictoides dentiventris Nyl. ♀ (vgl. Textfig. 6). Als wesentlichster Unterschied

von jener Art wäre nur anzuführen, daß die einzelnen Haare beträchtlich länger sind.

Das Hinterbein des Weibchens (Taf. II, Fig. 13) fällt sofort wegen der so außergewöhnlich mächtigen Behaarung, vor allem an Tibia und erstem Tarsengliede auf. Zunächst ist hinsichtlich der Gestalt der Glieder folgendes zu sagen. Die Coxa gleicht der des Hinterbeines des Männchens, ist jedoch stärker. Wesentlich stärker ist der Trochanter. Der Femur ist an Länge und Gestalt dem Femur des Männchens gleich, so daß er ein wesentlich schlankeres Aussehen zeigt als bei Panurgus ♀. Im Gegensatz zum männlichen Hinterbein hat die Tibia ganz beträchtlich an Stärke zugenommen. Ganz schwach nach außen gekrümmt, hat sie die Gestalt einer mächtigen Keule; distal nimmt sie etwas an Breite ab. Der wesentlichste und eigentümlichste Unterschied sowohl vom Hinterbein des Männchens wie mehr noch vom Hinterbein des P a n u r g u s c a l c a r a t u s S c o p. ♀ liegt in der auffallenden Verlängerung des ersten Tarsengliedes. Es beginnt an der Tibia mit dünnem Stiel, nimmt dann ganz plötzlich mächtig an Breite zu, so daß es an Durchmesser dem Femur gleichkommt, um dann distalwärts ganz allmählich wieder schmäler und schmäler zu werden. Seine untere Breite beträgt schließlich nur noch ein Drittel der größten oberen Breite. Die übrigen Tarsenglieder sind klein und nicht bemerkenswert.

Ebenso auffallend wie die Verlängerung des ersten Tarsengliedes ist die ganze Behaarung des Beines, vor allem also die der Tibia und des ersten Tarsengliedes. Zum Unterschied von P a n u r g u s ♀ sind die Haare jedoch nicht gewellt, sondern eigenartig nach allen Richtungen des Raumes gefiedert.

Coxa und Trochanter gleichen in ihrer Behaarung noch sehr dem Männchen, allerdings sind die Haare zum Unterschied von diesem dichter. Sie gleichen ferner in ihrer Anordnung auch den Haaren der Coxa und des Trochanters von P a n u r g u s ♀. Doch ist die bei C o l l e t e s ♀ aufgetretene Locke, die bei P a n u r g u s ♀ schwach angedeutet war, hier überhaupt nicht vorhanden. Der Femur gleicht in seiner Behaarung auf der Vorderseite ganz dem Femur von P a n u r g u s. Die Haare sind zwar nicht ganz so lang, legen sich jedoch ebenfalls über den unteren haarlosen Teil herüber. Zum Unterschied von P a n u r g u s aber hat die Hinterseite ihre so stark ausgeprägte bürstenartige Beschaffenheit eingebüßt. Sie trägt ganz entsprechend der Vorderseite lange, gefiederte und herabhängende Haare. Ganz mächtig stark ist die

Tibia behaart. Die Haare stehen zum Unterschied von Panurgus ♀ weit vom Gliede ab, sind dabei ebenfalls außerordentlich lang, legen sich auf der Außen- und Vorderseite schräg und dicht um das Glied herum und sind auf der Hinterseite fast direkt abwärts gerichtet; zudem sind sie schwach gefiedert. Wegen ihrer großen Länge haben sie auf der Hinterseite ihren ursprünglichen bürstenartigen Charakter ziemlich verloren; er wird noch angedeutet durch die den Haaren der Hinterseite stets so typische Richtung, die nach unten verläuft. Die Innenseite der Tibia ist zum Unterschied von Panurgus ♀ haarlos. Dadurch wird dem Beine eine größere Bewegungsfreiheit verliehen, denn Haare von derselben Länge und Dichte auch auf der Innenseite würde eine Bewegung der Tibia gegen den Femur nahezu unmöglich machen. Bei Panurgus war diese Einrichtung deshalb nicht erforderlich, weil die Haare sich enger dem Gliede anlegten und deshalb die Glieder in ihrer Bewegung gegeneinander nicht stören konnten. Stärker noch als bei der Tibia ist im Vergleich mit Panurgus der erste Tarsus von der mächtigen Entwicklung der Behaarung ergriffen: sie kommt der Behaarung der Tibia nahezu gleich. Besonders lang sind die Haare des oberen Teiles; distalwärts werden sie kürzer. Da die Haare an den Außen- und Innenkanten weiter abstehen als auf den Vorder- und Hinterseiten, erscheint das Glied trotz der überall gleich starken Behaarung etwas abgeplattet, zum Unterschied von der nächstfolgenden Form Xylocopa.

Zum Eintragen des Pollens kommen in erster Linie Tibia und Metatarsus in Betracht; etwas hilft auch der Femur beim Sammeln mit. Die Hinterseite des Beines hat ihren bürstenartigen Charakter ziemlich verloren, da die außergewöhnlich langen Haare nur in ganz geringem Maße als Bürstenhaare in Betracht kommen. Dasypoda wäre also noch zu den Schenkelsammlern zu stellen.

Die bei Panurgus calcaratus Scop. ♀ angebahnte mächtige Entwicklung der Behaarung ist hier bei Dasypoda plumipes Panz. ♀ bis zum Maximum vorgeschritten und hat im besonderen auch den Metatarsus ergriffen. Bei Panurgus machte sich schon am ersten Tarsus im Verhältnis zur vorhergehenden Art Colletes eine mächtigere, durch größere Anpassung ans Eintragen des Pollens bedingte Haarentwicklung bemerkbar, wodurch dann gleichzeitig ein Abnehmen der Breite dieses Gliedes und damit der Bürstenbeschaffenheit eben zugunsten der Sammelfunktion verbunden war. Hier bei Dasypoda ist die ursprünglich

durch die Bürstenfunktion bedingte Verbreiterung des ersten Tarsengliedes erheblich weiter noch zurückgegangen als bei Panurgus. Das Glied hat seine Bürstenfunktion aufgegeben und ist vor allem Sammelorgan geworden. Es hat sich in Anpassung an diese Funktion außerordentlich verlängert und im Verein mit der Tibia entsprechend stark behaart. So wäre also der so eigenartige Sammelapparat von Dasypoda von Panurgus abzuleiten.

Diese Verwandtschaft beider Arten wird auch durch ihre auf sonstigen Merkmalen beruhende gegenseitige Stellung im System bestätigt. SCHMIEDEKNECHT führt in seiner Systematik die Gattung Panurgus unmittelbar hinter Dasypoda an.

Von dem Sammelapparat der Hosenbiene, Dasypoda, läßt sich jetzt ohne große Schwierigkeit der nicht minder eigenartige Pollensammelapparat der Holzbiene, Xylocopa, ableiten. Ich untersuchte die Art

Xylocopa violacea L.

Das Hinterbein des Männchens (Textfig. 16) zeigt hinsichtlich der Gestalt der Glieder in ganz ähnlicher Weise wie bei Panurgus ♂ Umbildungen, die wiederum als sekundäre Begattungswerkzeuge gedeutet werden müssen. Weniger zum Vergleich mit dem Hinterbeine des Weibchens als wegen der interessanten Erscheinung der Anpassung an den Begattungsvorgang sei deshalb die Gestalt der einzelnen Glieder etwas ausführlicher beschrieben.

Der kurze Trochanter und der langgestreckte Femur sind auf beiden Seiten derartig stark komprimiert, daß beide unten eine scharfe Kante aufweisen. Der Femur zeigt außer dieser unteren Kante gleichzeitig noch eine zweite, allerdings schwächer ausgebildete Kante in der Mitte der Hinterseite, die vom Trochanter ausgehend distalwärts zur Tibia hin verläuft. In ähnlicher Weise wie bei Dasypoda ♂ trägt auch die Tibia je eine Kante auf der Vorder- und Hinterseite. Im übrigen zeigt das Glied in seinem oberen Teile eine kleine, nach innen gerichtete Vorwölbung, die dann weiter distalwärts einer Einbuchtung weichen muß. An der Außenseite zeigt es den Rest einer ovalen Platte. Bemerkenswert ist ferner, daß nur ein Sporn vorhanden ist; doch wird der fehlende Sporn durch einen langen, dornartigen Fortsatz der Tibia ersetzt. Merkwürdig sieht vor allem der Metatarsus aus. Langgestreckt und schmal, ist er in seiner unteren Häfte keilförmig abgeplattet, derart, daß die Kante des Keils nach innen, der

schwach gekrümmte Rücken nach außen gekehrt ist. In der Mitte der Länge des Gliedes gabelt sich die Kante, so daß am proximalen, nach innen gerichteten Teile des Metatarsus eine langgestreckte, dreieckige Platte entsteht. Durch diese Kanten- und durch die damit verbundenen Flächenbildungen wird es dem Männchen in besserer Weise ermöglicht, das Weibchen während der Begattung zu umklammern und festzuhalten. Der durch die Kanten am Femur entstandenen Fläche entspricht die Fläche an der Innenseite der Tibia, der scharfen, unteren Kante des Trochanters die langgestreckte, dreieckige Platte des Metatarsus, so daß bei einem Drucke von Tibia und Metatarsus gegen Femur und Trochanter das Ganze in vorzüglicher Weise als Klemme wirkt. Infolge dieser Funktion haben die zwischen den Kanten gelegenen Flächen von Femur, Tibia und erstem Tarsus ihre Behaarung gänzlich verloren.



Textfig. 16. Xylocopa violacea L. ♂. Rechtes Hinterbein (Hinteransicht). Vergr. $8^2/_3 : 1$.

Im übrigen ist die Behaarung der einzelnen Glieder ohne große Regelmäßigkeit angeordnet. Die Coxa trägt überall mit Ausnahme des oberen Teiles der Hinterseite längere, der Trochanter überall kürzere Haare. Ganz unregelmäßig ist der Femur behaart; auffallend sind die längeren Haare der Oberseite und die langen, rückwärts gekrümmten Haare am distalen Ende des Gliedes oberhalb der schwachen Kante der Hinterseite. Tibia und Metatarsus tragen mit Ausnahme der oben erwähnten Flächen

in ziemlicher Dichte überall lange und straffe, direkt abwärts gerichtete Haare.

Das Mittelbein des Weibchens (Textfig. 17) hat infolge einer Umgestaltung der Glieder ein wesentlich anderes Aussehen als bei den bisher beschriebenen Arten angenommen, doch ist die Behaarung im großen ganzen wieder dieselbe typisch bürstenartige. Bezüglich der Gestalt der Glieder ist vor allem hervorzuheben, daß die Coxa auffallend kurz, fast stummelartig ausgebildet



Textfig. 17. Xylocopa violacea L. ♀. Rechtes Mittelbein (Hinteransicht). Vergr. $8^2/_3:1$.

ist, daß die Tibia im Verhältnis zu den anderen Gliedern merkwürdig klein, der Metatarsus dagegen außergewöhnlich lang ausgezogen und schwach nach außen gekrümmt ist.

Infolge der längeren und nicht sehr straffen Haare der Hinterseite des Femurs, die in ihrer Anordnung zwar bürstenartig sind, aber doch wegen ihrer Länge und Nachgiebigkeit nicht so sehr als Bürstenhaare in Betracht kommen, ist der bürstenartige Charakter dieses Beines nicht gerade sehr wesentlich ausgeprägt.

Als Bürstenhaare fungieren vor allem die strafferen und abwärts gerichteten Haare der Hinterseite von Tibia und erstem Tarsus.

Das Hinterbein des Weibchens (Taf. II, Fig. 14). Coxa und Trochanter sind stärker als beim Männchen ausgebildet. Der Femur, der ebenfalls seitlich komprimiert ist, zeigt jedoch nur die untere, hier nur schwach ausgeprägte Kante. Im Verhältnis kürzer, dafür aber wesentlich stärker, besitzt er auf seiner Unterseite an seinem proximalen Ende eine kurze, starke Vorwölbung. Die Tibia gleicht in ihrer Gestalt der des Männchens, ist jedoch beträchtlich kürzer und stärker, wodurch sie das schlanke Aussehen verliert. Die bei anderen Formen ovale Platte ist hier schmal und außergewöhnlich langgestreckt; sie erreicht auf der Außenseite geradezu die halbe Länge der Tibia. Im Gegensatz zum Männchen sind wieder zwei Sporen vorhanden; distalwärts läuft die Tibia auf der Außenseite in zwei kleine, nebeneinander stehende Zähnchen oder Höcker aus. Der Metatarsus endlich hat ähnlich wie bei Dasypoda wieder eine außerordentliche Verlängerung erfahren; er ist mehr als $1^1/_4$ mal so lang wie die Tibia. Fast überall gleich breit — nur in seinem oberen Teile direkt unter der Tibia ist er schwach ausgebaucht — bildet er distalwärts an der Außenseite einen kleinen, spitzen Fortsatz, neben dem das nächstfolgende, normal gebaute Tarsenglied einsetzt.

Die Coxa gleicht in ihrer Behaarung fast der des Männchens. Der Trochanter ist seitlich und unten mit kurzen und glatten Haaren umgeben, die auf der Hinterseite dichter stehen als auf der Vorderseite und die ihre größte Dichte auf der Unterseite erlangen. Die Oberseite ist fast haarlos. Dasselbe gilt von der Behaarung des Femurs. Speziell die Haare der Hinterseite dieses Gliedes besitzen einen ausgeprägt bürstenartigen Charakter. Die Tibia ist zum Unterschied von der des Männchens überall und außerordentlich dicht von abwärts gerichteten Haaren bekleidet, die hinten kurz, an den Seiten länger und auf der Vorderseite am längsten sind. Ganz erheblich aber ist die Behaarung des ersten Tarsengliedes fortgeschritten. Es ist rund herum in überall fast gleicher Stärke ganz außerordentlich dicht von sehr langen, steifen Haaren besetzt, die überall in gleicher Weise weit vom Gliede abstehen und die nur auf der Hinterseite etwas mehr abwärts gerichtet sind und dem Gliede mehr anliegen. Dadurch offenbart sich wieder der bürstenartige Charakter der letzteren Haare, der durch ihre Stärke und Straffheit noch erhöht wird,

während die Haare der Vorderseite in erster Linie fürs Eintragen des Pollens in Betracht kommen. Da die Behaarung überall fast gleich stark ist, zeigt das Glied im Gegensatz zu Dasypoda fast keine Kompression.

Der Sammelapparat ist also auf die Tibia und den Metatarsus beschränkt: vor allem kommt letzterer beim Eintragen in Betracht. Xylocopa violacea ♀ ist also zu den Schienensammlern zu stellen. Die Bürste ist an der Hinterseite des Trochanters und Femurs, vor allem aber an der der Tibia und des Metatarsus ausgezeichnet entwickelt.

Im Vergleich zur vorhergehenden Art Dasypoda plumipes Panz. ♀ ist also wieder im Sammelapparat eine starke Differenzierung eingetreten. Den Hauptanteil des Eintragens der Pollenmassen hat jetzt fast ganz der Metatarsus übernommen, der infolgedessen im Vergleich mit Dasypoda noch wesentlich an Länge und gleichzeitig in der Behaarung zugenommen hat. Durch diese Verlegung des Hauptgewichts des Sammelns auf den ersten Tarsus ist die Behaarung der Tibia wieder zurückgegangen, doch ist sie auch hier immerhin noch auffallend stark entwickelt. Die bei den Schenkelsammlern zum Eintragen dienende Behaarung der oberen Glieder, also von Coxa, Trochanter und Femur, ist ganz rückgebildet. Dafür haben auf der Hinterseite sich die Haare wieder in stärkerem Maße dem Abstreifen des Blütenstaubes angepaßt. So läßt sich der Pollensammelapparat von Xylocopa leicht von dem Sammelapparat von Dasypoda ableiten. Obgleich nun auch im Systeme beide Gattungen, Xylocopa und Dasypoda, nahe beieinander stehen, darf aus dieser Verwandtschaft des Pollensammelapparates jedoch nicht ohne weiteres auf die phylogenetische Verwandtschaft beider Tiere gefolgert werden, denn dazu weichen beide Gattungen in der übrigen Beschaffenheit ihres Körperbaues zu sehr voneinander ab.

Der Sammelapparat von Xylocopa violacea L. ♀ führt jetzt über zu den Pollensammelapparaten von vier einander ziemlich gleichwertigen Arten. Es sind dies die von mir untersuchten: Eucera longicornis L. ♀, Melitta haemorrhoidalis ♀, Macropis labiata F. ♀ und Anthophora bimaculata Panz. ♀.

Eucera longicornis L.

Das Hinterbein des Männchens zeigt solche sekundären Anpassungen an den Begattungsvorgang wie Xylocopa nicht;

es läßt sich daher wieder in alter Weise zum Vergleich mit dem Hinterbein des Weibchens heranziehen. Coxa und Trochanter sind wie üblich gestaltet. Der Femur ist langgestreckt, zylindrisch und an seinem proximalen Ende stärker als an seinem distalen. Die keulenförmige, mit schwach ausgeprägter ovaler Platte versehene Tibia ist etwas nach außen gekrümmt, der Metatarsus lang und schmal.

Coxa und Trochanter sind mit Ausnahme ihrer Oberseite überall mit längeren Haaren bewachsen. Die Anordnung der feinen Härchen auf der Hinterseite des Femurs ist ähnlich bürstenartig beschaffen, wie es uns in der Regel beim Weibchen begegnet. Im übrigen ist der Femur nur spärlich behaart. Auch Tibia und erster Tarsus haben in der Anordnung der Haare große Ähnlichkeit mit dem sammelnden Weibchen, nur sind die Haare weniger dicht und zahlreich gestellt.

Das Mittelbein des Weibchens zeigt wieder in ganz vortrefflicher Weise die bürstenartige Beschaffenheit. Es gleicht dem Mittelbeine von Halictoides dentiventris Nyl. ♀, doch ist hinsichtlich der Gestalt der Glieder als abweichend zu erwähnen, daß bei Eucera der Femur etwas, der Metatarsus jedoch bedeutend länger ist als bei jener Art, wofür letzterer an Breite erheblich eingebüßt hat.

Größere Übereinstimmung zeigt sich in der Behaarung. Sie ist vielleicht insofern noch stärker bürstenartig ausgeprägt als bei Halictoides, als die Haare der Hinterseite des Femurs etwas länger und straffer, die Borsten der Innen- und unteren Hinterkante des ersten Tarsengliedes und ebenso die der hinteren Unterkanten der übrigen Tarsenglieder stärker ausgeprägt und dazu schwach gekrümmt sind.

Das Hinterbein des Weibchens (Textfig. 18 u. 19) zeigt hier wie auch bei den folgenden Arten eine scharfe Sonderung seines Haarbesatzes in Sammel- und Bürstenhaare. Beide Haarformen werden scharf voneinander getrennt durch die Ober- und Unterkanten der stark komprimierten Glieder, so daß die Haare der Vorderseite nur Sammel-, die der Hinterseite nur Bürstenzwecken dienen. Im Vergleich zum Hinterbeine des Männchens sind zunächst sämtliche Glieder stärker. Schon beim Trochanter macht sich dies in auffallender Weise bemerkbar. Der Femur ist im Verhältnis etwas kürzer, dafür aber besonders an seinem proximalen Ende wesentlich stärker angeschwollen. Durch die

Abplattung wird der bürstenartige Charakter im Verein mit den Bürstenhaaren der Hinterseite erheblich vergrößert. Die Tibia ist im Verhältnis zum Männchen sehr viel länger, in ihrem unteren Teile auch stärker ausgebildet. In ihrer Gestalt gleicht sie im übrigen der Tibia des Männchens, auch trägt sie die ovale Platte. Im Gegensatz zum männlichen Hinterbeine hat der Metatarsus bei sonst gleicher Länge fast die doppelte Breite erfahren; dazu ist er an der Außenkante in eine schwache, stumpfe Spitze ausgezogen.



Textfig. 18. Eucera longicornis L. ♀. Rechtes Hinterbein (Vorderansicht). Vergr. $8^2/_3 : 1$.



Textfig. 19. Eucera longicornis L. ♀. Rechtes Hinterbein (Hinteransicht). Vergr. $8^2/_3 : 1$.

Die ganze Hinterseite des Beines ist ausgeprägt bürstenartig behaart. Es gilt dies bereits von der Coxa und dem Trochanter, die beide glatte und abwärts gerichtete Haare zeigen. Dieselbe Beschaffenheit wie die Haare der Hinterseite des Trochanters zeigen die Haare am proximalen Ende des Femurs; auch sie sind glatt, lang und abwärts gerichtet. Distalwärts werden sie kürzer und erheblich zahlreicher. Die dichte Haarbekleidung der Hinterseite der Tibia setzt sich aus kleinen, direkt abwärts gerichteten Haaren zusammen, während der Haarbesatz der Hinterseite des Metatarsus aus langen, borstenartigen und schräg abwärts verlaufenden Haaren besteht. Scharf

gesondert von diesen Bürstenhaaren der Hinterseite sind die Sammelhaare der Vorderseite, die hier auf Tibia und Metatarsus beschränkt sind. Coxa und Trochanter tragen hier in allerdings spärlicherer Dichte dieselben Haare wie auf der Hinterseite. Etwas länger sind die Haare der Oberseite und der oberen Hälfte der Vorderseite des Femurs, die distalwärts über der ovalen Platte der Tibia einen Büschel bilden. Die untere Hälfte der Vorderseite ist haarlos. Die ganze Vorderseite der Tibia trägt überall lange und steife Haare in großer Dichte, die sich schräg um das Glied herumlegen. Sie dienen in erster Linie zum Eintragen des Pollens. Dabei wird der Blütenstaub in ähnlicher Weise wie bei Meliturga clavicornis Latr. ♀ angefeuchtet, zu einem Klumpen dicht zusammengeballt und den steifen Haaren der Tibia aufgeladen. Das Klümpchen kann ganz beträchtliche Größe erreichen, so daß es nur wenig an Größe dem Klumpen im Körbchen der Honigbiene nachsteht. Lang, steif und ziemlich dicht sind auch die abwärts gerichteten Haare der Vorderseite des ersten Tarsengliedes gestellt; sie helfen wohl auch in geringem Maße beim Eintragen mit. An der unteren Spitze bilden sie einen Schopf. Friese hält diese Schopfbildungen für sekundäre Geschlechtsmerkmale. Da ich bei allen meinen Beobachtungen an sammelnden Bienen stets gefunden habe, daß alle solche Schopfbildungen nie mit Pollenmengen beladen sind, selbst wenn alle anderen Haare dicht mit Blütenstaub versehen waren, möchte ich mich obiger Ansicht anschließen.

Im Vergleich zur vorhergehenden Art Xylocopa violacea L. ♀ ist hier bei Eucera longicornis L. ♀ die Differenzierung der Sammelhaare auf der Vorderseite und der Bürstenhaare auf der Hinterseite besonders hervorzuheben. Der erste Tarsus hat wieder mehr die ursprüngliche Bürstenfunktion übernommen, er hat daher an Länge wieder beträchtlich eingebüßt und an Breite stark zugenommen. Gleichzeitig hat eine starke Kompression sämtlicher Glieder stattgefunden, mit der dann die strenge Trennung von Bürstenhaaren einerseits und Sammelhaaren andererseits verbunden war. Coxa, Trochanter und Femur gleichen fast vollkommen denen von Xylocopa ♀, die Tibia hat an Größe zugenommen, da sich das Hauptgewicht des Eintragens des Blütenstaubes wieder vom Metatarsus auf die Tibia hin verlegt hat. Als ganz wesentlicher Unterschied ist dann endlich noch der hervorzuheben, daß der Pollen wieder entsprechend dem Meli-

turga ♀ angefeuchtet und zu einem Klumpen dicht zusammengeballt wird.

Dieses Anfeuchten und Zusammenballen des Blütenstaubes, das uns bei den nächstfolgenden Gattungen Melitta, Macropis und Anthophora wieder begegnet, ist nicht ohne Einfluß auf die Beschaffenheit der Haarformen der sammelnden Glieder geblieben, wie wir später in dem Kapitel über „die verschiedenen Haarformen der Sammelapparate" sehen werden. Die ganze Erscheinung ist derartig charakteristisch, daß ich sie ohne weiteres als Beweis der nahen verwandtschaftlichen Beziehungen sämtlicher „feucht sammelnden" Bienengattungen ansprechen möchte. Bei den vier Gattungen Eucera, Melitta, Macropis und Anthophora geht diese enge Verwandtschaft auch unmittelbar aus dem übrigen Bau und der übrigen Beschaffenheit der Pollensammelapparate hervor; schwieriger gestaltet sich jedoch die Ableitung der früher besprochenen Art Meliturga clavicornis Latr. ♀ (vgl. Taf. I, Fig. 6). Ich möchte sie nach ihrem Sammelapparat in Beziehung bringen mit der eben besprochenen Art Eucera longicornis L. ♀. Die Art und Anordnung der Behaarung ist nahezu dieselbe. Auch hinsichtlich der Gestalt der Glieder sind Coxa, Trochanter und in gewisser Beziehung auch noch der Femur beider Formen einander ähnlich. Verschiedenartig gestaltet sind vor allem Tibia und Metatarsus. Im Gegensatz zu Meliturga ist die Tibia bei Eucera weniger lang, dafür wesentlich stärker, doch hat sie die schwach nach außen gerichtete Krümmung noch nicht verloren. Der Metatarsus endlich hat an Breite ab-, dafür an Länge zugenommen. Dagegen hat sich die bei Meliturga an der Außenkante des distalen Endes befindliche Spitze bei Eucera wieder noch erhalten. Nach der Stellung im Systeme SCHMIEDEKNECHTS werden die verwandtschaftlichen Beziehungen beider Arten auch bestätigt; SCHMIEDEKNECHT läßt Meliturga unmittelbar auf Eucera folgen.

Von letzterer Gattung ist jetzt abzuleiten der Pollensammelapparat von

Melitta haemorrhoidalis F. ♀.

Ihre engste verwandtschaftliche Beziehung mit jener Art zeigt sich nicht nur im Bau des Hinterbeines des Weibchens, sondern auch beim Hinterbein des Männchens und dem Mittelbein des Weibchens.

Das Hinterbein des Männchens weicht nur in ganz geringen Kleinigkeiten von dem entsprechenden Beine von Eucera ab.

So ist der Femur etwas länger, der Metatarsus etwas breiter und die Hinterseite der Tibia von etwas längeren Härchen bestanden.

Am **Mittelbeine des Weibchens** von Melitta sind zunächst die einzelnen Glieder etwas stärker entwickelt. Vor allem hat der Femur an Breite zugenommen, die Tibia ist in ihrer Mitte mehr ausgebaucht und der erste Tarsus ist nicht überall gleich stark, nimmt vielmehr distalwärts etwas an Breite zu.

Die Behaarung ist fast dieselbe, also wieder bürstenartig. Doch ist die Bürste an der Hinterseite des Femurs zugunsten des Metatarsus schwächer entwickelt.

Im Vergleich mit dem Hinterbeine des Männchens zeichnet sich das

Hinterbein des Weibchens (Taf. II, Fig. 15) zunächst durch erheblich stärkere Glieder aus. Schon am Trochanter und Femur macht sich dies bemerkbar; letzterer zeigt zudem oben in seinem proximalen Abschnitt eine Vorwölbung. Ganz beträchtlich kräftiger sind jedoch die Tibia und der Metatarsus entwickelt. Während erstere wie eine mächtige Keule gestaltet ist, distalwärts also mächtig an Stärke zunimmt, büßt letzterer distalwärts etwas an Breite ein, besitzt im übrigen jedoch bei sonst gleicher Länge die doppelte Breite wie beim Männchen.

Im Vergleich mit dem Hinterbein des Weibchens von Eucera longicornis L. sind Coxa, Trochanter und Femur entsprechend stark ausgebildet. In der Entwicklung vorgeschritten sind vor allem Tibia und Metatarsus. Dazu kommen kleine, doch nicht sehr wesentliche Fortschritte in der Behaarung. Die scharfe Trennung von Bürstenhaaren einerseits und Sammelhaaren andrerseits besteht auch hier; sie wird auch hier verstärkt durch die Abplattung der Glieder. Im Gegensatz zu Eucera sind die Haare der Hinterseite des Femurs kürzer und schwächer, die der Hinterseite der Tibia und des Metatarsus dagegen länger, straffer und dichter. Im übrigen ist die Anordnung der Haare, speziell auf der Vorderseite, dieselbe. Nur sind die bei Eucera borstigen Sammelhaare an Tibia und Metatarsus hier bei Melitta erheblich weiter differenziert und in höchstem Maße borstenartig geworden. Endlich zeigt sich die verwandtschaftliche Beziehung beider Arten noch darin, daß ganz entsprechend Eucera auch bei Melitta der Metatarsus in eine stumpfe, mit einem Haarschopf versehene Spitze ausgezogen ist.

Melitta ist ebenfalls ausgesprochener Schienensammler. Sie befeuchtet gleichfalls den Pollen beim Einsammeln und ballt

ihn zu einem Klumpen dicht zusammen, der von den straffen Borsten der Tibia gehalten und dann heimgetragen wird.

Nach FRIESE wird Melitta als sehr nahe verwandt mit der Bienengattung Andrena betrachtet; er faßt die Gattung Melitta „als ein weiter entwickeltes Glied dieser Gattung" (Andrena) auf. Nach dem Pollensammelapparat jedoch weicht Melitta ungeheuer stark von der Gattung Andrena ab, gleicht vielmehr der vorherbesprochenen Gattung Eucera, mehr aber noch der gleich zu besprechenden Gattung Anthophora, so daß nach dem Sammelapparat Melitta als ein Bindeglied zwischen Eucera und Anthophora zu betrachten wäre.

An Melitta schließt sich zunächst die Art

Macropis labiata F. ♀

an.

Das **Hinterbein des Männchens** hat infolge seiner Hauptaufgabe, nämlich durch die Funktion des Festhaltens und Umklammerns des Weibchens während der Copula wieder derartige Umformungen erlitten, daß es nicht mehr zu einem Vergleiche mit dem Hinterbeine des Weibchens dienen kann. So beginnt der Femur umgekehrt wie beim Weibchen proximal merkwürdig schwach und nimmt dann distalwärts ganz mächtig an Stärke zu, die Tibia verbreitert sich ebenfalls distalwärts außergewöhnlich stark bis zu ihrem zweiten Drittel, nimmt dann aber im letzten Drittel auf der Außenseite fast um die Hälfte ihrer Breite wieder ab, und der im Vergleich zu den übrigen Gliedern ganz auffallend kleine und schmale Metatarsus ist stark nach außen gekrümmt. Nicht minder abweichend verhält sich auch die nur spärlich und höchst unregelmäßig ausgebildete Behaarung.

Anders liegen die Verhältnisse beim **Mittelbein des Weibchens**, das wieder sehr dem Mittelbeine von Melitta gleicht und auch wie dieses bürstenartig behaart ist. Doch ist der Femur länger und um eine Kleinigkeit schmäler, so daß die Tibia, die hinsichtlich ihrer Gestalt der von Melitta direkt gleich ist, im Verhältnis zum Femur erheblich kleiner erscheint als bei jener Art. Der Metatarsus endlich hat im Gegensatz zu Melitta bei sonst gleicher Länge wesentlich an Breite eingebüßt. Nur durch die sehr viel stärker ausgeprägte Behaarung erscheint das Glied erheblich breiter, so daß FRIESE in seinem Werke „Die Bienen Europas" auf p. 178 nur mit gewissem Rechte sagen konnte: „Beine von Macropis kräftig, im ♀ Tarsenglied 1 der Beine II

und III sehr verbreitert, wie bei Tetrapedia . . .*. Diese Verbreiterung trifft nur beim III. Beinpaare zu.

Die Behaarung ist im wesentlichen wieder die gleiche, doch ist der bürstenartige Charakter dieses Beines insofern stärker als bei Melitta ausgeprägt, als die Haare des ersten Tarsengliedes im Verhältnis zum Bau des Gliedes länger und straffer sind und als sich diese straffe, bürstenartige Behaarung auch auf die übrigen Tarsenglieder erstreckt.

Das **Hinterbein des Weibchens** (Taf. II, Fig. 16) von Macropis labiata F. gleicht wieder im großen Ganzen dem Hinterbeine von Melitta; der wesentlichste Unterschied ist der, daß die Verbreiterung des ersten Tarsengliedes hier weiter vorgeschritten ist und ihr Maximum erreicht. Es ist breiter als die Tibia und nahezu rechteckig, beginnt proximal mit nur schwachem Stiele, nimmt dann gewaltig und plötzlich an Breite zu und zeigt im oberen Teile eine kleine, nach innen gerichtete Vorwölbung, um dann unterhalb derselben die gleiche Breite beizubehalten. Ganz an der unteren, inneren Ecke setzt das zweite Tarsenglied ein. Dafür aber ist die Tibia nicht so kräftig entwickelt, auch erscheint der Femur, da seine obere Wölbung nicht sehr groß ist, schlanker. Schwächer ist endlich auch der Trochanter.

Die Behaarung ist wieder wie vorher durch die Abplattung des Beines in Sammel- und Bürstenhaare gesondert. Coxa, Trochanter und Femur gleichen den entsprechenden Gliedern von Melitta. Die Sammelhaare der Tibia und des Metatarsus sind zwar bei weitem nicht so borstenartig ausgeprägt, stehen dafür aber beträchtlich dichter und sind zudem länger. Auch sie legen sich an der Tibia schräg um das Glied herum und sind am Tarsus überall direkt abwärts gerichtet. Die Bürstenhaare der Hinterseite der Tibia und des ersten Tarsengliedes gleichen in ihrer Anordnung wieder vollkommen denen von Melitta.

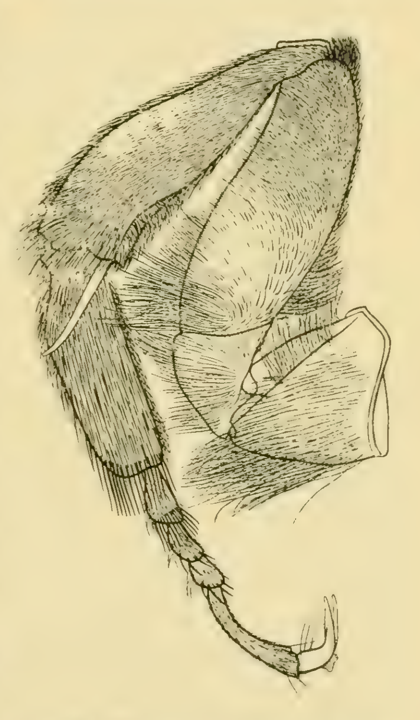
Vor allem wegen der vorgeschrittenen Verbreiterung des Metatarsus bei sonst ziemlich gleichen Verhältnissen habe ich Macropis labiata F. der vorhergehenden Art Melitta haemorrhoidalis ♀ angereiht. Auch Macropis ♀ ballt die Pollenmassen nach voraufgegangener Anfeuchtung dicht zu einem Klumpen zusammen.

Gleichwertig mit Macropis labiata F. ♀ und ebenfalls abzuleiten von Melitta haemorrhoidalis ♀ ist die Art

Anthophora bimaculata Panz.

Das Hinterbein des Männchens (Textfig. 20) ist ganz merkwürdigerweise im Verhältnis in allen seinen Gliedern sehr viel stärker entwickelt als das Hinterbein des Weibchens. Eine Erklärung für diese kräftigere Ausbildung könnte nur zu suchen sein in der Anpassung an das Festhalten des Weibchens bei der Begattung, zumal das Bein auch außerdem in noch manch anderer Beziehung Anpassungen an diese Funktion zeigt.

Schon die Furche auf der Oberseite der mächtig entwickelten Coxa muß als solches sekundäre Begattungswerkzeug gedeutet werden. Sie gestattet dem Trochanter und vor allem dem starken, zylindrischen Femur eine größere Bewegungsfreiheit. Letzterer ergänzt sich mit der sonst keulenförmigen Tibia in vorzüglicher Weise wieder zu einer Art Klemme, denn der proximalen Vorwölbung des Femurs entspricht eine mit einer Furche versehene Einbuchtung am distalen Ende der Tibia, während die untere Einbuchtung am distalen Ende des ersteren zu einer entsprechend ausgebildeten, proximalen Vorwölbung der letzteren paßt. Dadurch ist jedoch der Tibia die Möglichkeit gegeben, sich dem Femur aufs engste anzulegen, was beim Festhalten während der Begattung von Wichtigkeit sein wird. Der Metatarsus endlich zeigt im Gegensatz zu allen bisher besprochenen männlichen Hinterbeinen eine derartig starke Verbreiterung, daß er die Stärke der Tibia erreicht. Selbst die übrigen Tarsenglieder fallen wegen ihrer anormalen Verbreiterung auf.



Textfig. 20. Anthophora bimaculata Panz. ♂. Rechtes Hinterbein (Vorderansicht). Vergr. 18 : 1.

Während Coxa und Trochanter von längeren Haaren in spärlicher Dichte bekleidet sind, tragen die Hinterseiten von Femur

und Tibia mit Ausnahme des proximalen Teiles des ersteren zahlreiche kleine und abwärts gerichtete Härchen. Auffallend ist der aus langen und steifen Haaren bestehende Haarbesatz der Hinterseite des Metatarsus. Da diese Haare an der hinteren Unterkante nicht nur dieses Gliedes, sondern auch der übrigen verbreiterten Tarsenglieder zu überaus langen und kräftigen Borsten umgewandelt sind, die doch beim Sammeln oder Abstreifen des Blütenstaubes nicht in Betracht kommen können und die gar dem zugehörigen Weibchen fehlen, möchte ich diese als besondere, bei der Copula behilfliche Stütz- oder Klammerorgane ansprechen. Im Gegensatz zur Hinterseite zeichnet sich die ganze Vorderseite des Beines durch Haare von größerer Länge aus. Eine merkwürdige Erscheinung zeigt hier wiederum das erste Tarsenglied. Zwischen einer dichten, aus nicht sehr langen und gefiederten Haaren bestehenden Haarbekleidung trägt es unregelmäßig verstreut verschiedene lange, glatte Borsten, die jedenfalls wiederum bei dem Begattungsvorgang irgendwie zum Festhalten des Weibchens von Bedeutung sein werden.

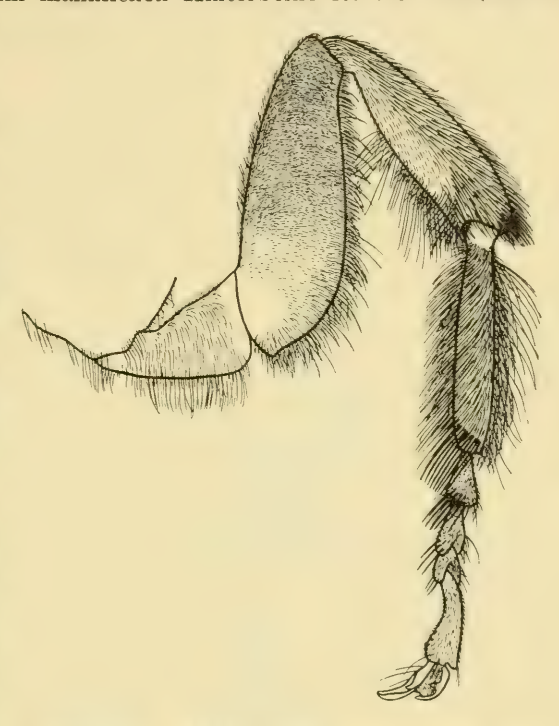
Merkwürdige Umbildungen hat hinsichtlich der Gestalt der Glieder auch das **Mittelbein des Weibchens** (Textfig. 21) erfahren, doch ähnelt die Behaarung wieder der alten, typischen.

Einer kurzen, stummelartigen Coxa folgt ein langer Trochanter, diesem ein kräftiger und langer, im proximalen Abschnitt auf der Unterseite gewölbter Femur. Außergewöhnlich klein und schmal ist die im übrigen typisch gestaltete Tibia, während der Metatarsus besonders durch die verhältnismäßig große Länge bei seiner geringen Breite auffällt.

Zwar hat sich die bürstenartige Anordnung der Haare auf der Hinterseite des Beines im wesentlichen noch erhalten, obgleich die Funktion des Abstreifens des Blütenstaubes in der Hauptsache vom Hinterbein übernommen worden ist, doch läßt die weniger starke Ausbildung der Haare schon erkennen, daß sie als Bürstenhaare kaum noch in Betracht kommen. Vor allem gilt dies von den winzigen Härchen des Trochanters und Femurs, während den strafferen Haaren der Hinterseite von Tibia und erstem Tarsus wie auch den starken Borsten an den hinteren Unterkanten sämtlicher Tarsenglieder schon eher Bürstentätigkeit zugeschrieben werden kann.

Das **Hinterbein des Weibchens** (Taf. II, Fig. 17) ist also im Vergleich zum Hinterbein des Männchens bezüglich der einzelnen Glieder weniger stark entwickelt. Coxa und Trochanter

beider Beine sind gleich, doch ist der Femur bereits länger und schmäler, mithin also schlanker als beim Männchen. Zum Unterschied von Melitta ist er oben nicht so stark vorgewölbt. Sehr viel länger als beim männlichen Hinterbeine ist die Tibia, die in ihrer Gestalt der Tibia von Melitta ♀ nahezu gleicht und sich von dieser nur durch ihre geringere Stärke unterscheidet. Auch der Metatarsus hat im Vergleich mit Melitta ♀ etwas an Breite eingebüßt, doch gleicht er hinsichtlich seiner Gestalt im übrigen jener Art, auch ist er unten an der Außenseite in eine entsprechende stumpfe, mit mächtigem Haarschopf versehene Spitze ausgezogen. Sämtliche Glieder sind wieder stark abgeplattet.



Textfig. 21. Anthophora bimaculata Panz. ♀. Rechtes Mittelbein (Hinteransicht). Vergr. 18 : 1.

In der Anordnung der Haare stimmt Anthophora bimaculata Panz. ♀ mit Melitta haemorrhoidalis ♀ überein, doch ist die bürstenartige Beschaffenheit der Hinterseite des Beines hier insofern stärker ausgeprägt, als zunächst Trochanter und vor allem Femur längere und straffere Haare tragen, die auch beim Abbürsten des Blütenstaubes mithelfen und als dann ferner die Haare der Hinterseite von Tibia und erstem Tarsus wesentlich stärker und an letzterem mehr borstenartig ausgeprägt sind. Besonders stark differenziert sind endlich auch die Borsten auf der Unterkante und am distalen Abschnitt der Innenkante des ersten Tarsengliedes. Die Haare der Vorderseiten von Coxa, Trochanter und Femur sind denen von Melitta fast gleich, die Sammelhaare von Tibia und Metatarsus unterscheiden sich von denen jener Art

zunächst durch ihre größere Länge und durch ihren weniger borstenartigen Charakter, dann ferner durch ihre sehr viel größere Dichte. Der an der stumpfen Spitze des Metatarsus kolossal entwickelte Schopf, der bei anderen Anthophoraarten noch sehr viel stärker und auffallender ausgeprägt ist, hilft auch hier nicht beim Eintragen des Blütenstaubes mit, wird also ebenfalls als sekundärer Sexualcharakter zu deuten sein.

Anthophora bimaculata Panz. ♀ ist also wiederum ausgesprochener Schienensammler. Auch sie ballt den eingesammelten Blütenstaub dicht zu einem Klumpen zusammen, nachdem sie ihm zuvor durch Anfeuchten eine gewisse Klebrigkeit verliehen hat. Vor allem sind es die Haare der Tibia, die diesen Ballen tragen, weniger wird beim Eintragen das erste Tarsenglied mit herangezogen. Ich leite diese Art neben Macropis von Melitta ab, obgleich Tibia und erster Tarsus nicht so stark entwickelt sind, vor allem wegen der hier am weitesten vorgeschrittenen Differenzierung der Haare in Sammel- und Bürstenhaare, die also hier von den vier Arten ihr Maximum erreicht.

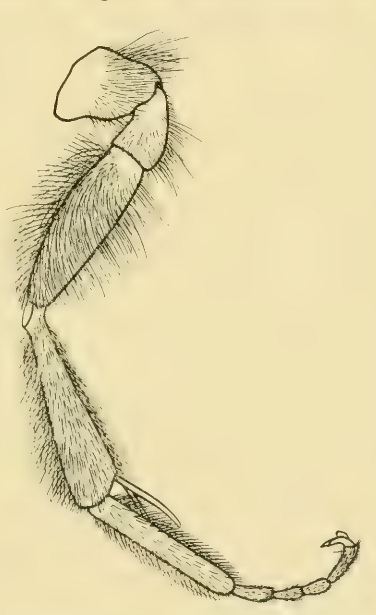
Die größte Möglichkeit der Ausbeute des Blütentaubes der Blumen erzielt mit ihrem Sammelapparat von den solitären Bienen die Gattung Andrena, die ich deshalb erst hier bespreche, obgleich sie phylogenetisch früher, als Folgeglied von Colletes hätte angeführt werden müssen. Untersucht habe ich zunächst die Art

Andrena fuscipes K.

Ganz auffallend groß sind die Unterschiede zwischen dem **Hinterbein des Männchens** (Textfig. 22) und dem des Weibchens. Die einzelnen Glieder des ersteren sind merkwürdig schlank und nur wenig abgeplattet. Am stärksten ist die Coxa entwickelt, während der Trochanter kurz, schmal und wie üblich gekrümmt ist. Der Femur ist zylindrisch, die Tibia gerade und typisch kegelförmig gestaltet, der Metatarsus endlich lang, schmal und überall gleich stark ausgeprägt.

Sämtliche Glieder sind nur schwach behaart. Die ganze Haarbekleidung von Coxa, Trochanter, sowie die der Vorderseite des Femurs besteht aus langen und gefiederten Haaren, während die Hinterseite des letzteren nur kurze und glatte Härchen trägt. Tibia und Metatarsus sind von ziemlich gleichartigen, nicht sehr langen Haaren bestellt, die auf der Hinterseite der Tibia besonders dicht, auf der Vorderseite des Metatarsus auffallend spärlich stehen.

Typische Beschaffenheit und die größte Anpassung an das Abbürsten des Blütenstaubes zeigt das **Mittelbein des Weibchens** (Taf. III, Fig. 18). Die Coxa ist fast dreieckig und ebenso lang wie der gerade Trochanter. Der nicht sehr lange Femur ist besonders in seinem proximalen Ende kräftig entwickelt, verjüngt sich dann zusehends distalwärts. Femurlänge erreicht die fast überall gleich starke Tibia. Vor allem aber hat der Metatarsus in Anpassung an das Abbürsten des Blütenstaubes eine solche Umbildung erfahren, wie sie uns bisher bei keiner anderen Form am Mittelbeine begegnet ist. Er übertrifft den Femur und die Tibia nicht nur an Länge, sondern auch an Breite, so daß er das am kräftigsten entwickelte Glied des ganzen Beines darstellt. Er ist es auch, der im Verein mit der Tibia in der Hauptsache das Abstreifen des Pollens zu verrichten hat.



Textfig. 22. Andrena fuscipes K. ♂. Rechtes Hinterbein (Vorderseite). Vergr. 18 : 1.

Deutlich zeigt sich dies dann in der Behaarung des Beines, von der uns nur die der Hinterseite interessiert. Zwar ist die Anordnung der Haare an Coxa, Trochanter und Femur noch die alte bürstenartige, doch kommen die Haare wegen ihrer geringeren Größe kaum als Bürstenhaare in Betracht. Am distalen Abschnitt des Femurs nur stehen einige straffere und längere Haare, denen Bürstentätigkeit zugeschrieben werden muß. Vor allem sind es die starken, nach oben gekrümmten und mit kräftigen Fiedern versehenen Haare der Hinterseite der Tibia und mehr noch die straffen, glatten und ebenfalls gekrümmten Borsten des Metatarsus, die das Abbürsten des Blütenstaubes übernommen haben. Um dem Beine möglichst große, beim Bürsten erforderliche Bewegungsfreiheit zu verleihen, ist der innere Teil der Tibia ganz haarlos. Die eigenartige Krümmung der borstenartigen Haare der Hinterseite von Tibia und erstem Tarsus fehlt den anderen untersuchten Andrenenarten, kann also vielleicht durch Konser-

vierung hervorgerufen worden sein. Der bürstenartige Charakter des Mittelbeines ist also bei Andrena mehr denn je ausgeprägt, was seine Erklärung darin findet, daß vom Hinterbein des Weibchens fast nur der Metatarsus Bürstentätigkeit verrichtet, während die anderen Glieder in erster Linie für das Eintragen des Pollens Verwendung finden.

Das Hinterbein des Weibchens (Taf. III, Fig. 19a u. b) besitzt ein vom Hinterbein des Männchens durchaus verschiedenes Aussehen, da die Anpassungen ans Pollensammeln durchgreifende Umbildungen nicht nur hinsichtlich der Gestalt der Glieder, sondern mehr noch bezüglich ihrer Behaarung verursacht haben.

Die Coxa gleicht der des Männchens, doch ist der Trochanter bereits sehr viel stärker ausgebildet. Wesentlich länger und kräftiger ist der Femur gestaltet, der proximal nur schwach beginnt, distalwärts langsam an Stärke zunimmt und dabei eine schwache, säbelartige, nach oben gerichtete Krümmung aufweist. Ebenso hat die Tibia erheblich an Mächtigkeit zugenommen; auch sie ist schwach und kaum merklich nach außen gekrümmt. Proximal trägt sie an der Außenkante eine ovale Platte. Im Gegensatz zum Männchen erreicht das erste Tarsenglied hier bei verhältnismäßig gleicher Länge fast die dreifache Breite, doch holt es an Größe und Ausdehnung das entsprechende Glied des Mittelbeines bei weitem nicht ein. Distalwärts läßt es langsam an Breite nach, um schließlich am distalen Ende der Außenkante in eine schwach angedeutete Spitze auszulaufen.

Sehr viel größer sind die Abweichungen hinsichtlich der Behaarung. Die Coxa trägt vor allem auf der Hinter- und Unterseite recht lange und gefiederte Haare, die auf die Vorderseite übergehend langsam kürzer werden und der Oberseite schließlich fehlen. Vorder-, Hinter- und Unterseite des Trochanters sind in gleicher Weise außerordentlich dicht von mächtig langen und stark gefiederten Haaren bedeckt, die zunächst lang herabhängen, sich dann nach vorn hin krümmen und in ihrer Gesamtheit eine starke, lange Haarlocke (flocculus genannt) bilden, welche schwach schon bei Colletes picistigma ♀ angedeutet war. Hier ist sie derartig auffallend entwickelt, daß alle Andrenenarten ohne weiteres an dieser Haarlocke erkannt werden können. Aus recht langen Haaren besteht auch die Haarbekleidung des Femurs. Die ursprünglich dem Abbürsten dienenden Haare der Hinterseite haben diese Funktion verloren, da sie, mit Ausnahme eines kleinen oberen Teiles der Hinterseite, die Länge der lang herabhängenden

Haare der Vorderseite erreichen. Die Oberseite trägt in gleicher Dichte dieselben Haare, während die Unterseite ganz frei von Haaren ist. Um diese greifen die Haare der Vorder- und Hinterseite in ihrer Gesamtheit wie ein Paar Arme herum, so daß ähnlich wie bei Halictus auch hier unter dem Femur ein kleiner Raum entsteht, der beim Sammeln dicht mit Pollen beladen wird. Oberhalb der an der Tibia befindlichen Platte steht am distalen Ende des Femurs ein mächtig entwickelter Haarschopf. Die Tibia gleicht in der Anordnung der Haare der vorhergehenden Art Anthophora bimaculata Panz. ♀, unterscheidet sich von dieser nur dadurch, daß die aus langen Haaren bestehende Haarbekleidung der Vorderseite hier unendlich dichter ausgebildet ist und daß die Haarbekleidung der Hinterseite sich aus etwas längeren Haaren zusammensetzt. Letztere wirken zunächst als Bürste, helfen aber gleichzeitig auch beim Eintragen des Blütenstaubes mit. Ausgezeichnet bürstenartig aber ist die Hinterseite des ersten Tarsengliedes behaart; vor allem sind es die auffallenden Borsten an der Innen- und Unterkante dieses Gliedes, die beim Abbürsten des Pollens in Betracht kommen, wie ferner auch die ähnlich langen borstenartigen Haare an der hinteren Unterkante des 2. Tarsengliedes. Die Haare der Vorderseite des Metatarsus sind ebenfalls recht dicht gestellt, erreichen aber nicht die Dichte der Borsten der Hinterseite.

Andrena fuscipes K. ♀ ist also ein ausgesprochener Schenkelsammler. Sie trägt den eingesammelten Blütenstaub wie die meisten anderen Andrenenarten und zum Unterschied von den vier vorhergehenden Formen wieder trocken ein. ohne ihn erst nach voraufgegangener Anfeuchtung zu einem Klumpen zusammenzuballen. Für das Eintragen des Pollens kommen in erster Linie in Betracht die Coxa, dann vor allem der Trochanter mit seiner langen Haarlocke, weiter der Femur mit der eigenartig angeordneten Behaarung seiner Vorder- und Hinterseite und endlich die Tibia mit ihrer ganzen, dichten Haarbekleidung. Gleichzeitig aber besitzen die Andrenenweibchen zum Eintragen des Pollens noch eine eigenartige Vorrichtung, die nach Schmiedeknecht allen, nach Alfken dagegen nur folgenden Arten zukommt: Andrena propinqua, A. combinata Christ., A. separanda Schmied., A. congruenz Schmied., A. mocsarii Schmied. und A. punctatissima Mor. Es sind die Seiten des Metanotum nämlich mit langen, gekrümmten und gefiederten Haaren dicht besetzt, die in gleicher Weise wie die Sammelhaare des Beines selbst stark beim

Sammeln mitwirken. Andrena besitzt deshalb einen noch erheblich stärker ausgeprägten Sammelapparat als Anthophora. Zwar ist die Hinterseite der hinteren Extremität von Andrena nicht so stark bürstenartig entwickelt, da die Bürstenfunktion in der Hauptsache das Mittelbein übernommen hat, doch ist die Behaarung der Tibia auf der Vorderseite erheblich intensiver, der bürstenartige Charakter auf der Hinterseite des ersten Tarsengliedes stärker ausgeprägt. Andrena vereinigt somit fast alle bisher aufgetretenen, durch Anpassung ans Pollensammeln hervorgerufenen Erscheinungen in sich. Tarsus und Tibia sind fast ebenso stark differenziert wie bei Anthophora, der Femur zeigt in der Gestalt und Behaarung ungefähr die Verhältnisse von Halictus, zudem ist eine Trochanterlocke stark ausgeprägt und endlich wird noch eine eigenartige Brustlocke als Hilfsorgan beim Sammeln herangezogen. Dazu kommt, daß sich die Hinterseiten von Tibia und Metatarsus des Hinterbeines im Verein mit der Hinterseite des Mittelbeines in ausgezeichneter Weise gleichzeitig dem Abstreifen des Blütenstaubes angepaßt haben und sich somit gegenseitig zu einem vorzüglichen Bürstenapparat ergänzen. Diese starke und weitgehende Anpassung an das Pollensammeln ist um so merkwürdiger, als Andrena nach den Mundwerkzeugen eine sehr niedere Stellung einnimmt.

Hier hält die Ausbildung des Pollensammelapparates also bei weitem nicht Schritt mit der Ausbildung der Mundteile. Diese Tatsache wird sich vielleicht so erklären, daß die Andrenen mehr Pollen- als Nektarsammler sind. Der Pollen soll nach Sajó ja auch wegen seines weitaus größeren Gehaltes an eiweißartigen Bestandteilen zum Aufbau des Bienenkörpers, also vor allem auch bei der Ernährung der Larven sehr viel wichtiger sein als der Blumennektar, der nur wenig Stickstoffverbindungen enthalten soll. Nach den Mundwerkzeugen zeigt Andrena große Ähnlichkeiten mit Halictus. Auch hier am Pollensammelapparate lassen sich dementsprechend auch manche Übereinstimmungen, besonders in der Art der Anordnung der Behaarung (Femur) erkennen. Phylogenetisch gehört ja auch Andrena, wie schon gesagt, nicht hierher; sie wäre nach ihrem Sammelapparate neben Panurgus von Colletes abzuleiten. Ich habe sie jedoch erst hier besprochen, weil sie eben alle bisher aufgetretenen Erscheinungen in ihrem Pollensammelapparate vereinigt. Als einzigster Nachteil gegenüber den vorhergehenden Arten von Eucera, Melitta, Macropis und Anthophora wäre nur der zu nennen, daß An-

drena fuscipes K. ♀ den eingesammelten Pollen nicht anfeuchtet und zusammenballt. Aber durch die Zuhilfenahme der Haarbekleidung des Femurs, wie auch der Trochanter- und Brustlocke ist die heimgetragene Pollenmasse der Andrenenweibchen gar noch größer als bei den zusammengeballten Pollenklümpchen jener vier Arten. Zudem gibt es aber auch vereinzelte Andrenenarten, deren Weibchen wieder von dem Mittel des Anfeuchtens der Pollenmassen Gebrauch machen; eine solche Art ist

Andrena labialis K. ♀.
(Varietät: labiata Schenck.)
[Andrena Schencki Mor.]

Sie zeigt auf der Hinterseite des Femurs (Taf. III, Fig. 20) eine merkwürdige Anpassung an diese Erscheinung, die beträchtlich von der eben beschriebenen Andrenenart abweicht. Die obere Hälfte dieser Seite trägt glatte, steife und kurze Haare, die distalwärts sehr viel dichter stehen als proximalwärts. Sie werden nach unten hin vorschreitend allmählich länger und bilden schließlich eine Reihe starker Borsten, die fast diagonal von der Ansatzstelle der Tibia nach dem Trochanter hin verläuft. Besonders lang sind die Borsten am distalen Ende des Femurs, nach dem Trochanter hin werden sie kürzer, aber stärker. Unterhalb der Borstenreihe ist zunächst eine vollkommen haarlose Stelle; erst allmählich zeigen sich auf der Unterseite des Gliedes wieder in spärlicher Dichte längere und gefiederte Haare. Eine Art Körbchenbildung ist es gewissermaßen, die hier zum ersten Male auftritt, denn wie ich an Weibchen dieser Art, die auf Papilionaceen sammelten, beobachten konnte, war der Raum auf der unteren Hälfte der Hinterseite dieses Gliedes unterhalb jener Borstenreihe dicht mit feuchtem Pollen beladen, der von den Borsten und den spärlich verteilten Haaren der Unterseite gehalten wurde. Natürlich waren außerdem auch die anderen Sammelhaare der übrigen Glieder mit Pollen versehen. Dies wäre gleichzeitig ein wesentlicher Fortschritt gegenüber der vorhergehenden Art Andrena fuscipes K., so daß diese Art in der Entwicklungsreihe noch höher zu stellen ist als jene. Es kann diese eigenartige Bildung am Femur als eine Konvergenzerscheinung zu den Körbchenbildungen an den Außenseiten der Tibien von den sozialen Apiden Bombus und Apis angesehen werden, doch ist sie den Körbchenbildungen durchaus nicht gleichwertig. Wie wir gleich sehen werden, ist mit der typischen Körbchen-

bildung gleichzeitig eine Aushöhlung des betreffenden Gliedes verbunden, die hier vollständig fehlt und nicht einmal angedeutet wird. Dann zeigt sich diese Erscheinung bei Andrena im Gegensatz zu Bombus und Apis an der Hinterseite des Femurs und nicht an der Außenfläche der Tibia. Vor allem aber ist endlich das typische „Körbchen" das einzigste Organ, das zum Eintragen des Blütenstaubes benutzt wird, während in dem vorliegenden Falle bei Andrena außer der Bildung am Femur auch alle anderen Glieder unter Ausnahme der Tarsenglieder beim Eintragen helfen.

Untersucht habe ich ferner von der Gattung Andrena noch die beiden Arten Andrena denticulata K. ♀ und Andrena Shawella K. ♀. Sie zeigen, wenn von geringen Schwankungen in der Dichte und Länge der Behaarung abgesehen wird, dieselben Verhältnisse wie Andrena fuscipes K. ♀.

Die höchst ausgebildeten Formen des Pollensammelapparates finden wir endlich bei den sozialen Bienen, bei den Gattungen **Bombus** und **Apis**. Es sind die „Körbchenbildungen", die hier in ihrer typischen Ausbildung uns begegnen und zu denen Übergangsstadien vollkommen fehlen. Die bei Andrena labialis K. ♀ auftretende Art von Konvergenzerscheinung kann jedenfalls als solche nicht angesehen werden, da sie sich in ganz prinzipieller Weise von dieser typischen Körbchenbildung unterscheidet. So ist es, wie wir bereits gesehen haben, vor allem bei Bombus und Apis die Außenfläche der Tibia, bei Andrena jedoch die Hinterseite des Femurs, die solche Körbchenbildung zeigt. Ferner ist bei den sozialen Bienen mit dieser Bildung zum mindesten eine Abplattung des betreffenden Gliedes verbunden, die dem Femur der Andrenenarten vollkommen abgeht. Endlich ist das Eintragen des Pollens bei Bombus und Apis ausschließlich auf das Körbchen beschränkt, während bei Andrena außerdem auch andere Glieder herangezogen werden. Die große, nach der äußerst verschiedenartigen Lebensweise zu folgernde Lücke zwischen den solitären und sozialen Bienen zeigt sich eben auch hier in der Ausbildung des Pollensammelapparates.

Die einfachste Form besitzt von den sozialen Bienen zweifellos die Gattung Bombus, von der ich die Art

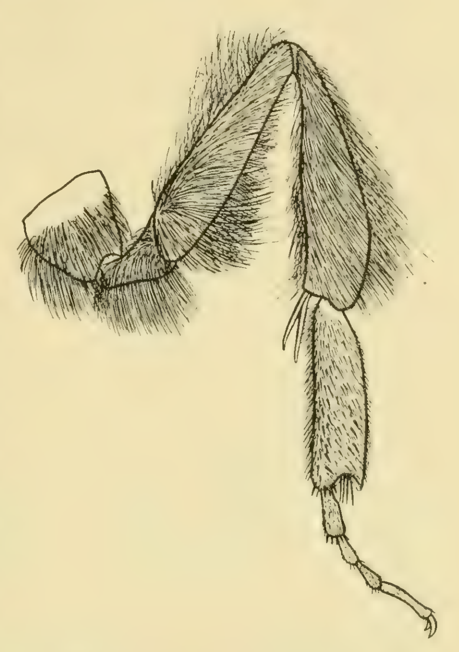
Bombus agrorum F.

untersuchte.

Das Hinterbein des Männchens (Textfig. 23). Sämtliche Glieder, besonders Tibia und erster Tarsus, sind abgeplattet, je-

doch sind die Breitseiten hier zum Unterschied von den solitären Bienen mehr nach außen bzw. nach innen gerichtet.

Merkwürdig stark ist im Verhältnis zu dem langgestreckten und schmalen Trochanter die fast dreieckige Coxa ausbildet. Der äußerst lange und schlanke Femur ist in seinem proximalen Abschnitte nach oben vorgewölbt. Auch die Tibia ist langgestreckt und nicht sehr breit. Etwas unterhalb der ersten Hälfte ihrer Länge erreicht sie ihre größte Stärke, um dann distalwärts langsam wieder schwächer zu werden. Ähnlich dem Männchen von Anthophora zeigt auch hier der Metatarsus die eigentümliche Erscheinung einer mächtigen Verbreiterung. Da er distalwärts langsam an Breite zunimmt, ist die nach vorn gerichtete Kante gerade, die nach hinten gerichtete schwach gekrümmt. Zudem ist seine Außenfläche etwas ausgehöhlt.



Textfig. 23. Bombus agrorum F. ♂. Linkes Hinterbein (Außenseite). Vergr. $8^2/_3 : 1$.

Während Coxa und Trochanter überall, Femur und Tibia dagegen nur auf ihrer Außenseite gleichmäßig von langen, schwachen und gefiederten Haaren bestanden sind, ist die Innenseite des Femurs höchst unregelmäßig, die der Tibia gleichförmig von winzig kleinen Härchen bewachsen. Die Innenseite des Metatarsus trägt lange, steife und schräg abwärts verlaufende Haare in großer Dichte, während die Außenseite ähnlich der Gattung Anthophora ♀ kräftige Borsten in allerdings größerer Dichte zwischen winzig kleinen, kaum sichtbaren Härchen aufweist.

Das **Mittelbein der Arbeiterin** (Textfig. 24) hat ein von den Mittelbeinen der solitären Bienen ganz verschiedenes Aussehen, doch spielt es beim Sammeln auch hier eine Rolle und zeigt dementsprechend auch die diesbezüglichen Anpassungen. So schreibt Hoffer über die sammelnde Tätigkeit der Hummel:

„Die Hummel taucht ihren Vorderkörper (mitunter auch den ganzen Köper) tief in die Blüte und bringt durch reibende und wetzende Bewegung soviel Blütenstaub als möglich auf ihren haarigen Körper, so daß er mitunter ganz gefärbt ist; nun bürstet sie mit den zwei ersten Fußpaaren denselben nach vorn zum Munde, dort kaut und knetet sie ihn mit Honigsäften und ihrem Speichel zu einem festen, klebrigen Teig, packt diesen wieder mit den Füßen und drückt ihn nun mit Hilfe der Mittelbeine fest auf die Körbchen der Hinterschienen". Am stärksten zum Ausdruck kommt diese Anpassung in der Art der Behaarung.

Doch ist hinsichtlich der Gestalt der Glieder zunächst zu bemerken, daß die Coxa klein und stummelartig, der Trochanter lang und gerade gestaltet ist, daß der Femur proximal eine starke und kolbenartige Verdickung zeigt, die dann zusehends nach der Tibia hin verschwindet, daß ferner die Tibia selbst merkwürdig klein und in ihrer Mitte gewölbt, der Metatarsus endlich im Gegensatz zu allen anderen Gliedern abgeplattet und stark verbreitert ist.



Textfig. 24. Bombus agrorum F. ♀. Linkes Mittelbein (Außenseite). Der Metatarsus ist schräg gerichtet, erscheint daher schmäler als er in Wirklichkeit ist. Vergr. $8^{2}/_{3}$: 1.

Coxa, Trochanter und Femur sind ohne besondere Regelmäßigkeit von langen und schwachen Haaren bewachsen, die bei der Bürstentätigkeit infolge ihrer Beschaffenheit kaum in Betracht kommen können. Tibia und Metatarsus sind es, die die oben erwähnte Tätigkeit in erster Linie zu verrichten haben. Außen-, Vorder- und Hinterseite der ersteren tragen in großer Dichte lange, steife und sich schräg um das Glied herumlegende Haare, die zunächst die Funktion der Bürste erfüllen. Die Innenseite ist haarlos, wodurch das Tierchen in vorzüglicher Weise befähigt wird, den „zu einem festen, klebrigen Teig" zusammengekneteten Pollen „fest auf die Körbchen der Hinterschienen" anzudrücken. Die Haare der Tibia werden in ihrer Bürstentätigkeit dann unterstützt durch die kurzen, starren und borstenartigen Haare des

ersten Tarsengliedes, die auf der Innenseite kräftiger entwickelt sind als auf der Außenseite.

Das **Hinterbein der Arbeiterin** (Taf. III, Fig. 21 a u. b) fällt sofort wegen der auffallenden Körbchenbildung ins Auge.

Hinsichtlich ihrer Gestalt sind zunächst Coxa, Trochanter und Femur ganz entsprechend der hinteren Extremität des Männchens ausgebildet. So ist auch hier die Coxa stark entwickelt und fast dreieckig gestaltet, der Trochanter lang und schmal ausgebildet und der Femur in seinem proximalen Abschnitte oben entsprechend stark vorgewölbt. Umbildungen haben nur die Tibia und der Metatarsus erfahren. Bei verhältnismäßig gleicher Länge ist erstere beträchtlich stärker ausgeprägt. Fast gleichschenklig dreieckig gestaltet, ist sie im Gegensatz zu den voraufgehenden Gliedern derartig stark komprimiert, daß sie direkt wie eine dreieckige Platte erscheint, zudem ist ihre Außenfläche wie eine flache Schale ganz schwach nach innen eingedrückt. Im Verhältnis zum männlichen Hinterbeine hat der Metatarsus an Länge eingebüßt, dafür aber an Breite zugenommen. Nicht minder stark abgeplattet wie die Tibia, besitzt er die Gestalt einer rechteckigen Platte, die nur in der Mitte ihrer nach hinten gerichteten Kante schwach vorgewölbt ist. Proximal beginnt er mit dünnem Stiel, nimmt dann plötzlich an Breite zu und bildet an der proximalen, nach hinten gerichteten Ecke einen zahnartigen Fortsatz, den sogenannten „Fersenhenkel". Letzterer ist jedoch keine Anpassung an das Sammeln des Blütenstaubes, bildet vielmehr eine Ergänzung der sogenannten „Wachszange", indem er durch Bewegung gegen eine aus kleinen, starken Zähnchen bestehende Zahnreihe der inneren Unterkante der Tibia die zwischen den Hinterleibssegmenten ausgeschwitzten Wachsplättchen abschneidet.

Und ähnlich der Gestalt weichen Coxa, Trochanter und Femur auch hinsichtlich ihrer Behaarung nur wenig vom männlichen Hinterbeine ab. Sie besteht auch hier aus längeren, schwachen und gefiederten Haaren. Nur die Innenseite des Femurs ist insofern regelmäßiger behaart, als sie in ihrer Mitte zahlreiche, winzig kleine Härchen trägt, die distalwärts an Größe ab-, an Dichte zunehmen. Groß sind im Vergleich zur hinteren Extremität des Männchens die Unterschiede in der Behaarung der Tibia und des Metatarsus. Zunächst ist die ganze, schwach schalenartig eingedrückte Außenfläche der Tibia vollständig haarlos. An den Kanten jedoch erheben sich recht lange, glatte und steife, fast

borstenartige Haare, die wie ein dichter Zaun die ganze eingedrückte Fläche ringsum umgeben. An der distalen und der nach hinten gerichteten Kante sind diese Haare direkt zu einer Reihe angeordnet, stehen also regelmäßig nebeneinander, während sie an der nach vorn gerichteten Kante unregelmäßig in mehreren Reihen stehen. Das Ganze bildet also das den sozialen Bienen so charakteristische Körbchen, mit dem allein die Pollenmasse heimgetragen wird. Und zwar wird der eingesammelte Blütenstaub auch hier zu einem linsenförmigen Klumpen dicht zusammengeballt, der nach HOFFER in dem Körbchen festgehalten wird, zunächst infolge seiner Klebrigkeit, die er durch das Kneten mit Honigsäften und Speichel im Munde schon erhalten hat, dann durch die steifen Körbchenhaare und endlich noch durch ein besonderes Sekret, das diese Haare liefern sollen und das HOFFER „Haaröl" nennt. Und wie die Außenfläche allein dem Eintragen des Pollens dient, so hat die Innenfläche der Tibia im Verein mit der Innenfläche des ersten Tarsengliedes, letztere in weit stärkerem Maße als erstere, allein das Abstreifen des Blütenstaubes übernommen. Die ganze Hinterseite der Tibia ist in ähnlicher Weise wie beim Männchen dicht mit kleinen, straffen und abwärts gerichteten Haaren bestellt, die hier nur zum Unterschied vom Männchen sehr viel stärker ausgeprägt sind. Im Gegensatz zum Männchen trägt die Unterkante der Tibia noch eine Reihe kurzer, starker, zähnchenartiger Gebilde, die jedoch vor allem zum Abnehmen der Wachsblättchen Verwendung finden. Entsprechend der Bürstenfunktion des Metatarsus zeigt die Innenfläche dieses Gliedes einen aus kurzen, steifen Borsten bestehenden, dichten Haarbesatz, im Gegensatz zur Außenfläche, die nur wenige, starke Borsten unregelmäßig zwischen kleinen, schwachen Härchen verstreut zeigt.

So hat sich der Sammelapparat hier aufs weitgehendste differenziert. Das eigentliche Eintragen des Pollens wird nur noch von der Außenfläche der Tibia, das Abstreifen des Blütenstaubes, wenn wir vom Vorder- und Mittelbein absehen, nur noch von der Innenfläche des Metatarsus und in geringem Maße noch von der Tibia besorgt.

Ganz ebenso liegen die Verhältnisse bei der **Königin**, die ja zur Zeit der Nestgründung ebenfalls noch Pollen sammelt und die erst später, wenn die ersten Arbeiterinnen vorhanden sind, das Geschäft des Sammelns diesen ganz überläßt und sich selbst in ihrem Stocke dann ausschließlich nur noch der Eiablage widmet.

Das Hinterbein der Königin gleicht dem Hinterbein der Arbeiterin vollkommen, wenn von dem mächtigeren Bau der einzelnen Glieder, der ja auch nur durch die stärkere Körpergröße des Tierchens bedingt wird, abgesehen wird.

Am weitesten differenziert ist endlich der Pollensammelapparat der Honigbiene,

Apis mellifica,

die somit das Endglied der Reihe darstellt. Betrachten wir sofort das

Hinterbein der Arbeiterin (Taf. IV, Fig. 22 a und b). Coxa, Trochanter und Femur gleichen fast vollkommen, sowohl in ihrer Gestalt wie in ihrer Behaarung, dem Hinterbeine der Hummelarbeiterin. Da jedoch hier bei der Honigbiene Tibia und vor allem auch erster Tarsus noch erheblichere Verbreiterungen erfahren haben, erscheinen die drei erstgenannten Glieder im Verhältnis schlanker und beträchtlich schmäler. Tibia und Metatarsus also sind es, die in ihrer Entwicklung weiter fortgeschritten sind. War die Tibia bei der Hummel in ihrem unteren Durchmesser dem Durchmesser des Femurs in seinem proximalen, verdickten Ende ziemlich gleich, so ist die Tibia hier bei der Honigbiene in ihrer Basis geradezu doppelt so breit wie der Femur. Dadurch wird das gleichschenklige Dreieck größer, mithin also auch der Raum zur Aufnahme des Blütenstaubes, wodurch die sammelnde Honigbiene eine weitaus größere Pollenmenge heimzutragen befähigt wird. Außerdem aber ist die von Haaren völlig freie Außenfläche der Tibia mehr noch ausgehöhlt als bei der Hummel, wodurch die Möglichkeit der Ausbeute noch vergrößert wird, was wiederum ein Fortschritt gegenüber Bombus ist. Und endlich sind die das „Körbchen“ umgebenden Haare straffer und borstenartiger, auch sind sie an der Vorderkante etwas regelmäßiger gestellt, was wiederum eine Eigenschaft fortschrittlicher Natur gegenüber der Hummel bedeutet. Dieser ganze Raum wird ähnlich wie bei der Hummel mit dem zu einem mächtigen linsenförmigen Klumpen zusammengeballten, feuchten Pollen angefüllt. Nach den neuesten Beobachtungen von STADLER (Die Biologie der Biene, Würzburg 1911) weicht dabei die Honigbiene in einem geringen Unterschiede von der Hummel ab, denn STADLER schreibt: „Wenn eine Biene Pollen sammelt, steht sie erst fliegend vor einer Blüte (z. B. vor einem blühenden Weidenkätzchen) und schleudert Speichel aus der Speichelspritze ihres Rüssels sowie

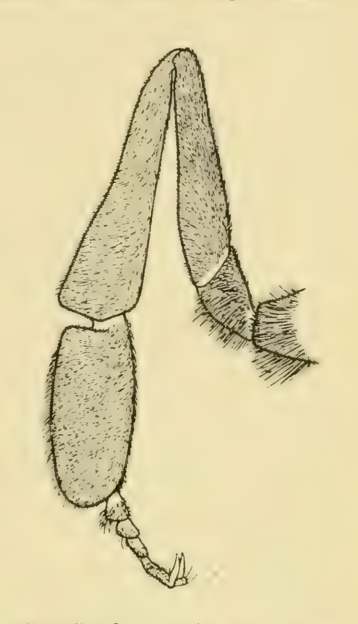
Honig gegen die Staubbeutel, läßt sich dann auf der Blüte nieder, knetet mit den Oberkiefern den durch die Anfeuchtung zähklebrig gewordenen Blütenstaub und bürstet ihn in die Körbchen ihrer Hinterbeine, so daß er hoch gehäuft auf diesen als Höschen von Senfkorn- bis Halblinsengröße liegt."

Die Innenfläche der Tibia ist in gleicher Weise wie bei der Hummel behaart, doch kommen die Haare, da sie weniger lang und außergewöhnlich zart gebaut sind, kaum noch als Bürstenhaare in Betracht, so daß die Tibia hier ausschließlich die Funktion des Polleneintragens übernommen hat. Bei der Anpassung an diese einzige Funktion hat das Glied sogar die beiden Sporen eingebüßt, die ursprünglich zu Stützzwecken vorhanden waren. Und wie die Tibia ausschießlich dem Eintragen des Pollens dient, so dient der Metatarsus hier endlich ausschließlich dem Abbürsten des Blütenstaubes. Er ist hier in Anpassung an diese Funktion zunächst derartig stark verbreitert, daß er an Breite die Tibia noch übertrifft. Im übrigen aber gleicht er in seiner Gestalt dem ersten Tarsus der Hummel. Auch die Außenflächen sind sich in ihrer Behaarung gleich. Die Bürstenhaare der Innenfläche jedoch, die bei der Hummel unregelmäßig borstenartig dicht nebeneinander standen, sind hier direkt zu langen, regelmäßigen Reihen angeordnet; dabei sind die straffen Haare nach unten gerichtet und derartig lang, daß die Haare der einen Reihe die der nächstfolgenden Reihe dachziegelartig überdecken. (In der Figur sind die Haare absichtlich etwas kürzer gezeichnet, um die Reihenbildung deutlicher hervortreten zu lassen.) Es ist die schönste Anpassung an das Abbürsten des Blütenstaubes und ein sehr großer Fortschritt in der Entwicklung des Sammelapparates gegenüber der Hummel.

Das **Mittelbein der Arbeiterin** gleicht ziemlich dem entsprechenden Beine der Hummel. Nur ist der Femur länger und hinten nicht so stark vorgewölbt, auch trägt die Tibia auf der Innenseite Haare. Im übrigen aber zeigt die Außenseite dieselben bürstenähnlichen Haare wie bei der Hummel, ferner ist der erste Tarsus ebenso sehr verbreitert und besonders seine Innenseite dicht mit langen Borstenhaaren bestellt.

Ein höchst auffallendes Aussehen gewinnt das **Hinterbein der Drohne** (Textfig. 25) wegen der überaus starken Verbreiterung des ersten Tarsengliedes, das an Breite dem Metatarsus der Arbeiterin durchaus nicht nachsteht. Coxa, Trochanter und Femur gleichen in ihrer Gestalt genau dem Hinterbein der Arbeiterin,

die Tibia hat mehr das Aussehen eines rechtwinkeligen Dreiecks, ist stark abgeplattet und distalwärts wesentlich breiter als proximalwärts. Während Coxa und Trochanter feine und lange Haare tragen, zeigen alle anderen Glieder nur winzig kleine Härchen, die erst bei stärkerer Vergrößerung sichtbar sind. Wegen der so auffallenden Verbreiterung des ersten Tarsengliedes sollte man fast annehmen, daß man es hier mit einer erblichen Übertragung vom weiblichen aufs männliche Geschlecht zu tun hat. Als Anpassung an den Begattungsakt kann diese Verbreiterung schwerlich entstanden sein, obgleich das erste Tarsenglied eine leichte derartige Anpassung zeigt in Gestalt einer stärkeren Verbreiterung, die die nach vorn gerichtete Kante erfahren hat, und die sich auch auf die übrigen Tarsenglieder überträgt. Dadurch erhalten alle diese Glieder, besonders der erste Tarsus, mehr oder weniger die Gestalt eines Keiles, dessen scharfe Kante nach hinten gerichtet ist.



Textfig. 25. Apis mellifica L. ♂. Rechtes Hinterbein (Außenseite). Vergr. $8^2/_3 : 1$.

Von besonderem Interesse muß endlich das **Hinterbein der Königin** (Taf. IV, Fig. 22c) sein, deren abgeänderte Lebensweise ja zum vollen Verzicht auf das Pollensammeln geführt hat. Die Königin hat jene sekundär erworbene Erscheinung der Körbchen- und Bürstenbildung an Tibia und erstem Tarsengliede wieder völlig eingebüßt. In der Gestalt gleichen die einzelnen Glieder noch dem Hinterbein der sammelnden Arbeiterin, nur ist der erste Tarsus etwas länger. Vor allem aber sind Tibia und erster Tarsus nicht minder abgeplattet. Dagegen ist die Körbchenbildung an der Tibia und die Bürstenbildung am Metatarsus völlig wieder verschwunden. Fast erscheinen beide Glieder völlig nackt infolge der winzig kleinen, abwärts gerichteten und nur mit stärkerer Vergrößerung sichtbaren Härchen. Nur die Außenfläche der Tibia trägt überall längere, doch ebenfalls außerordentlich feine Härchen, die sich in ähnlicher Weise wie bei den solitären Bienen schräg um das Glied herumlegen. Es ist also nicht die entfernteste

Ähnlichkeit mehr mit der Körbchen- und Bürstenbildung der Arbeiterin zu bemerken. Dagegen läßt sich die Einrichtung der „Wachszange“ noch schwach erkennen; so zeigt sich am ersten Tarsus noch der „Fersenhenkel“, und an dem entsprechenden Unterrande der Innenfläche der Tibia treten noch längere, steife Borsten auf, die die Reste der zähnchenartigen Gebilde der pollensammelnden Honigbiene darstellen.

II. Sekundäre Rückbildungen des Pollensammelapparates bei Schmarotzerbienen und Systropha.

Von besonderem Interesse muß auch eine Untersuchung der hinteren Extremität der Schmarotzerbienen sein, die infolge ihrer parasitischen Lebensweise das Pollensammeln vollständig aufgegeben haben. Der Einfluß dieser abgeänderten Lebensweise macht sich bei den verschiedenen Formen nämlich mehr oder weniger stark im Bau und in der Beschaffenheit der Hinterbeine bemerkbar, indem diese durch sekundäre Rückbildungen des Pollensammelapparates durchweg ein verschiedenes Aussehen angenommen haben. Doch lassen die einzelnen Formen, vor allem in der Anordnung der Behaarung sehr wohl noch erkennen, daß die Schmarotzerbienen aus Sammelbienen ihren Ursprung genommen haben.

Als erste Art sei die vermutlich erst in jüngster Zeit zum Schmarotzertum übergegangene Art

Sphecodes reticulatus Thoms. ♀

angeführt. Speziell über diese Gattung Sphecodes hat man sich bis vor kurzem noch viel gestritten, ob sie überhaupt zu den Sammelbienen oder zu den Schmarotzerbienen zu rechnen sei. Schmiedeknecht stellt sie in seiner Einteilung der Bienen in „Die Hymenopteren Mitteleuropas“ als 24. Gattung noch zu den solitären Sammelbienen. Thomsen hält sie für eine bei Halictus lebende parasitische Gattung und auch Alfken spricht sie jetzt als Schmarotzerbiene an, da er von drei verschiedenen Arten die parasitische Lebensweise genau beobachtet hat. Es sind dies: Sphecodes rubicundus Hagens, die bei Andrena labialis K., Sphecodes pilifrons Thoms. und Sphecodes similis, die beide bei Andrena sericea Chr. und bei Andrena argentata Sm. schmarotzen. Erstere Beobachtung, die schmarotzende Lebensweise von Sphecodes rubicundus Hagens bei Andrena labi-

alis K. war auch bereits von den englischen Forschern F. W. L. Sladen und Edward Saunders gemacht worden (vgl. Ent. Mo. Mag. XXXIII, p. 256 und XXXIV, p. 213). Endlich haben jetzt drei verschiedene Sammler an Alfken die Mitteilung gemacht, daß sie sämtlich die Art Sphecodes gibbos L. aus dem Neste von Halictus quadricinctus F. gezüchtet haben. Damit ist aber mit sehr großer Wahrscheinlichkeit der Nachweis erbracht, daß die Gattung Sphecodes in der Tat Schmarotzerbiene ist. Leider stand mir bei meiner Untersuchung von dieser Gattung allein die Art Sphecodes reticulatus Thoms. zur Verfügung. Trotzdem aber möchte ich auf Grund des Baues und der Beschaffenheit der hinteren Extremität dieser Art im Vergleich zu der hinteren Extremität der Andrenenarten jetzt weitergehen und direkt sagen, daß die Gattung Sphecodes aus der Gattung Andrena selbst ihren Ursprung genommen hat. Denn es gleicht, um nur ein Beispiel anzuführen, das Hinterbein des Weibchens von Sphecodes reticulatus Thoms. fast vollkommen in nahezu allen Einzelheiten dem entsprechenden Hinterbeine von Andrena fuscipes K. ♀.

Das **Hinterbein des Weibchens** (Taf. IV, Fig. 23) von Sphecodes reticulatus Thoms. unterscheidet sich von dem letzterer Art eigentlich nur dadurch, daß die einzelnen Glieder etwas länger und nicht so stark entwickelt sind und daß ihre Behaarung nicht so intensiv ausgeprägt ist. Coxa und Trochanter gleichen vollkommen denen von Andrena, nicht nur hinsichtlich ihrer Gestalt, sondern auch bezüglich ihrer Behaarung. So zeigt sich vor allem auch am Trochanter die lange, auffallende und gekrümmte Haarlocke, der flocculus. Der Femur ist zwar etwas weniger säbelförmig gestaltet, und die Haare der Hinterseite dieses Gliedes sind nicht ganz so lang entwickelt. Trotzdem erkennt man aber auch hier die Anordnung der Haare von Andrena wieder, denn auf der unteren Hälfte der Hinterseite werden die Haare länger und sind hier zudem stark gefiedert. Ebenso wie bei Andrena zeigt auch der Femur über der mächtig entwickelten ovalen Platte der Tibia einen auffallenden, starken Haarschopf. Die Tibien sind sich wieder fast vollkommen gleich, nur ist die Tibia von Sphecodes etwas länger ausgebildet und weniger dicht mit Haaren besetzt. Dasselbe gilt vom ersten Tarsenglied, das außerdem an Breite etwas eingebüßt hat, das aber doch auch hier wie bei Andrena in eine Spitze ausgezogen ist. Vor allem zeigt sich an der Innen- und Unterkante dieses Gliedes ganz ebenso

wie bei Andrena noch die starke, lange und auffallende Borstenreihe, und selbst die bei Andrena am Hinterrande des zweiten Tarsengliedes stark entwickelten Borsten sind hier in entsprechender Weise ausgeprägt.

Nicht ganz so deutlich tritt die nahe verwandtschaftliche Beziehung mit Andrena am **Mittelbeine des Weibchens** von Sphecodes reticulatus Thoms. hervor. Dieses hat vor allem in Bezug auf die Größe und Gestalt der verschiedenen Glieder stärkere Abweichungen erlitten, doch ist die Behaarung, wenn ebenfalls von der geringeren Dichte abgesehen wird, in ihrer Anordnung fast ganz die einer Sammelbiene.

Ganz schwach erkennen läßt sich die Beziehung zu den pollensammelnden Verwandten und Vorfahren auch noch bei den höchst spezialisierten parasitischen Formen, von der ich die folgende Art der Gattung Nomada untersucht habe.

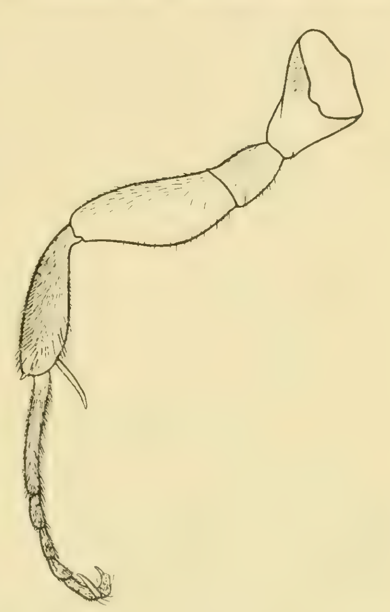
Nomada rufipes Fabr. ♀.

Sphecodes war ein Beispiel beginnender, Nomada ist ein solches von vollendetster Rudimentation. Gleichzeitig bildet Sphecodes ein Beispiel, wo der Parasit dem Wirt verwandt ist, wo ersterer also phylogenetisch aus letzterem abgeleitet werden kann, während hier bei Nomada Wirt und Parasit (Nomada schmarotzt bei Andrena, Panurgus und Halictus?) in keinen verwandtschaftlichen Beziehungen zueinander stehen.

Das **Mittelbein des Weibchens** (Textfig. 26). Über die Gestalt der Glieder ist nicht viel zu sagen. Coxa und Trochanter sind wie stets beim Mittelbein gestaltet. Der Femur zeigt auf der Unterseite in seinem proximalen Ende eine starke Vorwölbung. Die Tibia ist wesentlich kleiner als der Femur und keulenförmig ausgeprägt. Erst beim ersten Tarsengliede, das ja auch beim Mittelbein der sammelnden Formen zumeist mehr oder weniger starke Differenzierungen in seiner Breite erlitten hatte infolge der Anpassung an das Abbürsten des Blütenstaubes, zeigt sich die starke sekundäre Rudimentation in sehr hohem Maße. Es ist lang und schmal, an Breite nicht einmal stärker als die folgenden Tarsenglieder, zudem schwach nach außen gekrümmt.

Und ebenso stark zeigt sich die Rudimentation in der Behaarung. Die Coxa ist fast nackt. Der Trochanter trägt unregelmäßig auf der Vorderseite wenige Härchen in etwas größerer Dichte als auf der Hinterseite. Auch der Femur ist überall

ganz spärlich von Haaren bestellt, so daß alle drei Glieder keine Ähnlichkeit mehr mit sammelnden Formen zeigen. Nur bei der Tibia und dem ersten Tarsengliede läßt sich eine ganz geringe Ähnlichkeit feststellen. So ist an der Tibia die Innenseite zunächst fast haarlos; doch ist die den typischen Mittelbeinen charakteristische Haarreihe in der Mitte dieser Seite schwach erhalten. Und ganz entsprechend dem Mittelbeine von sammelnden Formen trägt die Außenseite stärkere und längere Haare in größerer Dichte als die nach außen gekehrten Hälften der Vorder- und Innenseite. Die Anordnung der Haare auf dem ersten Tarsengliede endlich ist wieder die ursprüngliche, wie sie uns schon bei Prosopis begegnete.



Textfig. 26. Nomada rufipes Fabr. ♀. Rechtes Mittelbein (Vorderansicht). Vergr. 18 : 1.

Ähnlich wie beim Mittelbein läßt sich auch beim **Hinterbein des Weibchens** von Nomada rufipes Fabr. (Taf. IV, Fig. 24) eine gewisse, ganz schwache Ähnlichkeit mit sammelnden Formen noch erkennen. Die Rudimentation ist jedoch so stark fortgeschritten, daß erst bei starker Vergrößerung diese Beziehungen zu pollensammelnden Formen festzustellen sind. Die Coxa ist stark und groß ausgeprägt, der Trochanter klein und schwach gekrümmt. Der Femur ist nur auf der oberen Seite gewölbt, die untere Seite ist fast gerade ausgebildet. Die Tibia ist länger als der Femur und fast gerade kegelförmig gestaltet. Das erste Tarsenglied endlich, an Länge dem Femur nahezu gleich, ist wieder schmal und nicht mehr verbreitert.

Die Hinterseite des ganzen Beines läßt auf fast sämtlichen Gliedern noch ganz schwache Rudimente der früheren Bürstenfunktion erkennen, die Coxa am wenigsten, da sie fast haarlos ist. Stärker schon zeigt der Trochanter, vor allem aber die Hinterseite des Femurs die Reste der kleinen Bürstenhaare, die bei starker Vergrößerung an letzterem auf der oberen Hälfte fast wie Pünktchen erscheinen, die jedoch nach der Unterseite zu etwas

größer und länger werden. Deutlicher erhalten sind Reste der Bürstenhaare auf der Hinterseite der Tibia und des ersten Tarsengliedes; auf beiden stehen die Härchen außerordentlich dicht und sind in genau derselben Anordnung wie bei sammelnden Formen gestellt. Die Vorderseite des Beines dagegen läßt vermuten, daß Nomada aus einem ausgesprochenen Schienensammler hervorgegangen ist, denn Coxa, Trochanter und Femur tragen im Gegensatz zur Tibia und zum Metatarsus auf ihrer vorderen Seite nicht einmal Reste von Haaren mehr. Die Haare der Tibia sind wie stets bei den sammelnden Formen schräg nach unten gerichtet und nehmen von innen nach außen an Größe und Stärke zu, während die Haare der Vorderseite des ersten Tarsengliedes abwärts verlaufen und in spärlicher Dichte noch verhältnismäßig lang, aber fein ausgeprägt sind.

Auf andere Gründe als Parasitismus zurückzuführen ist die Rudimentation des Pollensammelapparates an der hinteren Extremität von

Systropha curvicornis Scop.

Es sammelt das Weibchen nämlich in der Hauptsache mit den Seitenrändern des Abdomens, während es die Hinterbeine nur in ganz geringem Maße zum Eintragen des Blütenstaubes mit heranzieht. Daher auch sind die Umbildungen, die das Hinterbein des Weibchens im Vergleich zu dem des Männchens erfahren hat, nur sehr gering.

Letzteres, das **Hinterbein des Männchens**, beginnt mit einer stark ausgeprägten Coxa, der ein kurzer Trochanter folgt. Der sich anschließende Femur ist langgestreckt und schwach gewölbt, während die mit ovaler Platte versehene Tibia typisch keulenförmig gestaltet ist. Der lange und schmale Metatarsus endlich ist schwach nach außen gekrümmt.

Die Behaarung des Beines ist höchst primitiv und an fast sämtlichen Gliedern nur spärlich ausgebildet. Nur die Außenseite der Tibia und die Hinterseite des Metatarsus zeichnet sich durch den Besitz von etwas längeren Haaren aus.

Das **Mittelbein des Weibchens** besitzt wieder den typischen Bau und auch die typisch bürstenartige Behaarung. Doch ist hier besonders zu bemerken, daß der erste Tarsus nur schwach verbreitert ist und auf seiner Vorder-, mehr noch auf seiner

Außenseite recht lange und gefiederte Haare trägt. Mehr als das Mittelbein wird, wie ich es beobachten konnte,

das **Hinterbein des Weibchens** (Taf. IV, Fig. 25) zum Abbürsten des Pollens benutzt und zwar fegt es den Blütenstaub vor allem mit dem Femur, dann auch mit der Tibia und dem ersten Tarsus direkt in die dichte Seitenbehaarung des Abdomens hinein. Diese Beobachtung wird bestätigt durch die vorzüglich ausgeprägte bürstige Beschaffenheit dieser Glieder auf ihrer Hinterseite, vor allem an der des Femurs. Im übrigen gleicht das Hinterbein sehr dem Hinterbeine des Männchens. Als abweichend wäre hinsichtlich der Gestalt der Glieder nur zu bemerken, daß der Femur schwach nach oben gekrümmt, die Tibia stärker und der erste Tarsus etwas breiter entwickelt ist.

Die ganze Hinterseite des Beines ist stark bürstenartig in der üblichen Weise behaart. Ganz besonders hervorzuheben sind noch die Bürstenhaare des Femurs, die hier eine Dichte erreichen wie bei keiner anderen Form, die aber in ihrer Anordnung denen der übrigen Formen gleichen. Die ganze Vorderseite des Beines, besonders die der Tibia, gleicht dem Hinterbeine des Männchens. mit dem einzigen Unterschied, daß die Haare hier bei etwas größerer Dichte stärker entwickelt sind.

Systropha wäre zu den Schienensammlern zu stellen, denn sie sammelt in geringem Maße mit der Schiene und zum Teil auch mit dem ersten Tarsengliede. In der Hauptsache aber trägt sie den Blütenstaub mit den Haaren der Seitenränder des Abdomens ein. Während sonst der ganze Hinterleib des Tierchens auf Ober- wie Unterseite von nur ganz spärlichen und kleinen Härchen bewachsen ist, erreichen die Haare an den Seiten des Hinterleibes eine größere Dichte und beträchtlichere Länge. Sie sind beim sammelnden Weibchen dicht mit Pollenmengen beladen. Aus diesem Grunde nun aber Systropha etwa als Übergangsfom zu den Bauchsammlern betrachten zu wollen, halte ich deshalb nicht für zulässig, weil zunächst die Anordnung der Sammelhaare an den Seitenrändern durchaus verschieden ist von der Anordnung der Sammelhaare auf der Unterseite des Abdomens der Bauchsammler, weil dann aber ferner Demoll nachgewiesen hat, daß Systropha nach der Ausbildung der Mundwerkzeuge zu den beinsammelnden Apiden gehört, die sich bezüglich dieses Gesichtspunktes von den bauchsammelnden Bienen wesentlich unterscheiden. Ich neige der Ansicht von Friese zu, der die Bauchsammler direkt von der Urbiene, von Prosopis, ableitet.

III. Allgemeine Zusammenfassung der Ergebnisse.

Untersuchen wir jetzt, wie sich im einzelnen die Höherentwicklung des Pollensammelapparates vollzieht. Da ist denn zunächst zu sagen, daß durch die ganze Reihe hindurch das Bestreben geht, den eigentlichen Sammelapparat und die Bürste schließlich auf je ein einziges Glied zu konzentrieren und daß dieses Ziel von dem Endglied der Reihe, der Honigbiene, bei der die Tibia ausschließlich als Sammel-, der Metatarsus allein als Bürstenapparat fungiert, in der ausgezeichnetsten Weise erreicht wird. Die primitivste Form der Anpassung bestand jedenfalls nur in einer einfachen stärkeren Behaarung sämtlicher Glieder, ohne Umformung der Gestalt dieser Glieder, wie es uns in ziemlich reiner Form durch die Gattung Ceratina (Taf. I, Fig. 2) veranschaulicht wird. Dabei wird das ganze Bein sowohl auf der Vorder- wie auf der Hinterseite gleichmäßig von denselben Haaren besetzt gewesen sein, die sowohl dem Abstreifen wie dem Sammeln des Blütenstaubes dienten. (Nicht vorhandene Übergangsform von Prosopis zu Ceratina.) Dann ist langsam eine Differenzierung der Funktion der Haare eingetreten: Die Haare der Vorderseite behalten ihren ursprünglichen Charakter bei, sie sind lang, herabhängend und dienen dem Eintragen des Pollens, während die Haare der Hinterseite wesentlich wieder an Länge einbüßen und mit ihrer bürstenartigen Anordnung nur noch beim Abbürsten des Blütenstaubes Verwendung finden. Die Vorderseite des Beines wird somit Sammel-, die Hinterseite Bürstenorgan (Ceratina: Taf. I, Fig. 2 a und b). Diese Trennung von Sammel- und Bürstenhaaren läßt sich jetzt durch die ganze Reihe hindurch verfolgen, nur in Ausnahmefällen wie bei Dasypoda und Andrena (Taf. III, Fig. 19 b und 20) wird auch die Hinterseite nochmals wieder zum Eintragen mit herangezogen.

Allmählich wird dann die Form der Haare auch von der Anpassung an das Sammeln des Pollens ergriffen, indem die Sammelhaare der Vorderseite reich verästelt, gefiedert oder verzweigt erscheinen (Ceratina, Halictoides, Halictus), im Gegensatz zu den Bürstenhaaren der Hinterseite, die eben als Folge der Anpassung an das Abstreifen des Blütenstaubes kurz, vollkommen glatt und straff bleiben. (Panurginus: Taf. I, Fig. 5.) Je höher die Reihe hinaufsteigt, um so stärker wird diese Trennung von Sammel- und Bürstenhaaren noch betont durch die mehr und mehr zunehmende Kompression der Glieder. Sind auf den ersten

Stufen der Reihe sämtliche Glieder des Hinterbeines in der gleichen Weise am Eintragen des Pollens beteiligt, so wird allmählich diese Funktion auf gewisse Glieder des Beines hin konzentriert. Zunächst sind es Trochanter, Femur und Tibia, vor allem der Femur, die in der Hauptsache das Eintragen des Blütenstaubes übernehmen (Ceratina, Rhophites, Halictoides, Halictus, Colletes, Panurgus: Taf. I, Fig. 2, 7—12); es entstehen die typischen Schenkelsammler, die mit dem Pollensammelapparat der Gattung Halictus (Taf. I, Fig. 9 u. 10) ihre höchste Ausbildung erfahren. Hier wird, im Verein mit der säbelartigen Krümmung des Femurs, durch die stark differenzierten und lang herabhängenden Haare dieses Gliedes, die in ihrer Gesamtheit wie ein Paar Arme die untere Ausbuchtung des Femurs umschließen, jener Raum geschaffen, der die Tierchen in der vortrefflichsten Weise befähigt, eine sehr viel größere Pollenmenge als bei gewöhnlicher Behaarung heimzutragen. Langsam nimmt dann die Behaarung des Femurs wieder ab (Colletes: Taf. I, Fig. 11), und in den Gattungen (Panurgus (Taf. I, Fig. 12) und Dasypoda (Taf. II, Fig. 13) finden wir die Übergangsformen zu den höchst differenzierten typischen Schienensammlern, die in den Gattungen Melitta, Macropis, Anthophora usw. (Taf. II, Fig. 15—17) ihre höchst ausgebildeten Vertreter finden. Bei diesen sind es nur die Haare der Tibia und vereinzelt auch die des Metatarsus, die beim Eintragen des Blütenstaubes noch benutzt werden, bis dann endlich bei Bombus und Apis die „Körbchenhaare" der Tibia allein das Eintragen verrichten. Die Form der Haare ist bei diesen letzten Gliedern der Reihe wieder einfach geworden: infolge Zuhilfenahme anderer Hilfsmittel beim Sammeln, wie Anfeuchten des Pollens usw., haben die vielfach verästelten, gefiederten und verzweigten Haare wieder einfachen, langen und glatten Sammelhaaren weichen müssen.

Auch die Bürstenhaare der Hinterseite konzentrieren sich ähnlich den Sammelhaaren der Vorderseite langsam auf ein einziges Glied. Sind bei den Anfangsgliedern der Reihe ebenfalls alle Glieder des Beines gleichmäßig beim Abbürsten des Blütenstaubes beteiligt (Ceratina: Taf. I, Fig. 2a), so werden, je höher die Reihe hinaufsteigt, Coxa, Trochanter und Femur mehr und mehr von dieser Funktion ausgeschaltet, bis schließlich bei den höchstdifferenzierten Schienensammlern (Melitta, Macropis, Anthophora u. a. m.) nur noch die Tibia und der Metatarsus, bei den Körbchensammlern endlich nur noch letzterer das Ab-

bürsten des Blütenstaubes vollführt. Bei letzterer Tätigkeit kommt dabei das Mittelbein (eventuell auch das Vorderbein: Panurgus, Bombus, Apis) der Hinterseite des Hinterbeines zu Hilfe. In der bürstenartigen Behaarung beider Beine lassen sich direkt Beziehungen nachweisen, dahingehend, daß die bürstenartige Funktion des Mittelbeines regelmäßig um so stärker ausgeprägt ist, je mehr die Hinterseite des Hinterbeines sie eingebüßt hat (Meliturga, besonders Andrena: Taf. III, Fig. 18 u. 20).

Zu der ersteren Anpassung, zu der einfachen stärkeren Behaarung des Beines gesellen sich dann sehr bald auch die Anpassungen, die durch Differenzierungen und Umbildungen der Gestalt der einzelnen Glieder zum Ausdruck kommen. Zunächst und gleichzeitig in der auffallendsten Weise macht sich dies bei der Bürste bemerbar, die sich allmählich durch die Verbreiterung und Abplattung des ersten Tarsengliedes auf dieses Glied verlegt, wodurch langsam erzielt wird, daß dieses schließlich in der Hauptsache die Arbeit des Abstreifens des Blütenstaubes übernimmt. (Bombus: Taf. III, Fig. 21 b und Apis: Taf. IV, Fig. 22 b). Bei der Gattung Ceratina (Taf. I, Fig. 2 a), die die ganze Hinterseite des Beines zum Abbürsten des Pollens benutzt, zeigt sich nur eine schwache Abplattung sämtlicher Glieder. Diese Abplattung nimmt stetig in der aufsteigenden Reihe an Stärke zu, wodurch die Trennung von Sammelhaaren einerseits und Bürstenhaaren andererseits nur noch um so stärker ausgeprägt wird. (Melitta, Macropis, Anthophora usw.) Je mehr die Bürste auf die distalen Glieder hin konzentriert wird, je mehr erleidet der erste Tarsus durch eine stetig zunehmende Verbreiterung, außer der bereits erwähnten Abplattung, jene ganz charakteristische Umformung, die schwach bereits die Gattung Dufourea (Taf. I, Fig. 3) erkennen läßt, die bei Colletes und Panurgus (Taf. I, Fig. 11 u. 12) und mehr noch bei Melitta, Macropis und Anthophora (Taf. II, Fig. 15, 16, 17) bereits mächtig vorgeschritten ist und die bei Bombus und Apis (Taf. IV, Fig. 22) ihre höchste Ausbildung erreicht. Nur in solchen Fällen, wo der Metatarsus in der Hauptsache das Eintragen des Blütenstaubes übernommen hat, wie bei Dasypoda und Xylocopa (Taf. II, Fig. 13, 14) macht die Verbreiterung des Gliedes einer außergewöhnlich starken Verlängerung Platz. Neben der Abplattung der einzelnen Glieder treten alsbald auch die ersten Umformungen in der Gestalt der Glieder auf. Der Femur erleidet allmählich eine mehr und mehr säbelartige Krümmung, die sich in

typischer Weise, eben als Anpassungserscheinung an das Sammeln, stets bei den Schenkel-, höchst selten aber bei den Schienensammlern vorfindet und die am stärksten schließlich bei Halictus ausgeprägt ist (Taf. I, Fig. 9 u. 10). Je mehr dann bei den folgenden Gliedern der Reihe der Femur seine Sammeltätigkeit wieder einbüßt, je mehr verschwindet wieder diese säbelartige Krümmung, bis schließlich bei den ausgesprochenen Schienensammlern der Femur regelmäßig die Gestalt einer zum distalen Ende hin sich verjüngenden Keule hat (Taf. II, Fig. 14—17). Auch die Tibia erleidet langsam Umgestaltungen, die sich zunächst in ihrer Länge (Dufourea, Camptopoeum, Panurginus: Taf. I. Fig. 3, 4, 5), dann auch in ihrer Breite (Rhophites, Halictoides; Taf. I, Fig. 7 u. 8) äußern, doch läßt sich im übrigen eine unregelmäßig fortschreitende Umbildung dieses Gliedes nicht verfolgen.

Beide Anpassungen, hinsichtlich der Behaarung und hinsichtlich der Umbildung der Glieder, zusammen betrachtet, geben uns den ungefähren Weg, den die Entwicklung des Pollensammelapparates genommen hat. Die niedrigststehenden Formen waren einfache Schenkelsammler, die sowohl auf der Vorder- wie auf der Hinterseite überall gleich stark behaart waren. Langsam vollzieht sich dann die Sonderung von Sammel- und Bürstenhaaren, die gleichzeitig von einer stetig fortschreitenden Abplattung der Glieder begleitet ist. Während sich ganz allmählich eine Konzentrierung des Sammelapparates auf den Femur und die Tibia hin bemerkbar macht, die in der säbelförmigen Krümmung des ersteren im Verein mit der eigenartigen Anordnung seiner Haare auf der Unterseite bei Halictus (Taf. I, Fig. 9 u. 10) im höchsten Maße erreicht wird, gelangen wir zu den höchstentwickelten Schenkelsammlern, zu den Gattungen Halictus und Andrena (Taf. I, Fig. 9 u. 10, Taf. III, Fig. 19). Daneben aber hat sich gleichzeitig auch von vorn herein das Bestreben gezeigt, den Sammelapparat möglichst auf die Tibia allein zu konzentrieren, wodurch die einfachsten Schienensammler, die sog. „Trockensammler“ entstanden sind. (Camptopoeum, Panurginus: Taf. I, Fig. 4, 5.) Diese Schienensammler erreichen dann das Übergewicht; die Schenkelsammler werden langsam mehr und mehr verdrängt, indem Coxa, Trochanter und vor allem auch der Femur ganz allmählich durch Rückbildung ihrer stark ausgeprägten Behaarung und durch Schwund der säbelartigen Krümmung des letzteren beim Eintragen ausschalten (Übergangsformen in Colletes,

Panurgus, Dasypoda: Taf. I, Fig. 11 u. 12; Taf. II, Fig. 13), bis schließlich die Spitze der phylogenetischen Reihe der solitären Bienen nur noch von ausgeprägten Schienensammlern gebildet wird, die durch das Mittel der Anfeuchtung und Zusammenballung des Pollens den eigentlichen Sammelapparat schon fast ausschließlich auf die Tibia konzentriert haben. (Eucera, Melitta, Macropis und Anthophora: Taf. II, Fig. 15, 16 u. 17.) Durch letztere Eigenschaft, durch das Anfeuchten des Pollens, unterscheiden sich die hochstehenden Schienensammler in charakteristischer Weise von den niedrigstehenden, „trockensammelnden". Auf Anthophora folgt eine Lücke in der Reihe, über die wir zu den höchstentwickelten Sammelapparaten, zu den „Körbchenbildungen" der Gattung Bombus und Apis (Taf. III, Fig. 21 u. Taf. IV, Fig. 22) geführt werden. Zwar zeigt sich bei Andrena labialis K. ♀ eine Art von Konvergenzerscheinung zu den Körbchenbildungen, doch unterscheidet sich diese in prinzipieller Weise von der der sozialen Bienen zunächst dadurch, daß sie an der Hinterseite des Femurs, nicht aber an der Außenfläche der Tibia auftritt, dann dadurch, daß sie jegliche Abplattung oder gar Aushöhlung des betreffenden Gliedes vermissen läßt und endlich ganz typisch dadurch, daß sie hier nicht das einzigste Organ zum Eintragen des Pollens bildet. Durch letztere Eigenschaft haben endlich die Gattungen Bombus und Apis das angestrebte Ziel in vollendetster Weise erreicht. Speziell bei Apis mellifica ♀ wird das Sammeln nur noch von der Außenfläche der Tibia, das Abstreifen des Blütenstaubes nur noch von der Innenfläche des Metatarsus besorgt.

So sind die Anpassungen der Pollensammelapparate aller dieser verschiedenen Bienen also langsam, nacheinander, Schritt für Schritt entstanden. Fragen wir uns jetzt, welcher Art diese Anpassungen sind, so könnten wir hinsichtlich der verschiedenartig ausgeprägten Gestalt der Glieder dieser Pollensammelapparate wohl zunächst im Zweifel sein, ob eine aktive oder passive Anpassung vorliegt, während wir die höchst mannigfaltig ausgeprägten Haare der einzelnen Glieder, die im 4. Kapitel erst eingehend beschrieben werden, ohne allen Zweifel sofort als eine passive Anpassung ansprechen müssen, wenn wir unter aktiver Anpassung eine solche betrachten, die ihre Entstehung dem Einfluß einer Gebrauchswirkung verdankt, während bei einer passiven Anpassung eine solche Gebrauchswirkung vollkommen ausgeschlossen ist.

Denn zunächst hinsichtlich der Entstehung der äußerst variablen Gestalt und Größe der einzelnen Glieder bei den ver-

schiedenen Pollensammelapparaten könnte man vielleicht annehmen. daß sie durch funktionelle Reize ausgelöst worden sei, indem der stete Gebrauch beim Sammeln die Glieder vervollkommnet habe. Doch ist dies bei der chitinartigen Beschaffenheit der Glieder ausgeschlossen. Wohl können die Muskeln im Innern der chitinartigen Auskleidung des Beines infolge der größeren, durch die Sammeltätigkeit bedingten Inanspruchnahme größer und kräftiger werden, wohl können sich als sekundäre Erscheinungen dann besonders kräftige und starke Ansatzstellen für diese Muskeln im Chitin entwickeln (vielleicht ist das Vorhandensein der ovalen Platte an dem proximalen Ende der Tibia mancher Sammelapparate so zu erklären), aber eine fördernde Ausbildung der ganzen Chitinbekleidung, die ja nichts anderes als ein totes Hautprodukt ist, ist durch Gebrauch und Übung ausgeschlossen. Denn: zwar besitzt das Chitin infolge seiner nicht allzugroßen Dicke einen gewissen Grad von Nachgiebigkeit, so daß es wohl denkbar ist, daß äußere Reize auf die Hypodermis einwirken und dadurch eine stärkere Ausscheidung von Chitin auslösen, daß also auch am Chitin aktive Anpassungen aufzutreten vermögen. So kann das Auftreten etwa vorhandener Verdickungen, Höcker und Kanten im Chitin, wie z. B. der als sekundäres Begattungsorgan gedeutete Höcker auf der Unterseite des Femurs des Hinterbeines von Panurgus calcaratus Scop. ♂ gedeutet werden. Soll aber gleichzeitig eine fördernde Umformung der ganzen Chitinbekleidung des Beines vorgenommen werden, wie sie doch an den Sammelapparaten vorgenommen ist, so müßten ähnlich dem Arthropodenskelett von Zeit zu Zeit noch Häutungen an den Beinen des ausgewachsenen Tieres stattfinden, wenn diese Umformung infolge solcher Reize, also als aktive Anpassung entstanden sein soll. Solche Häutungen treten jedoch am ausgewachsenen Tiere nicht mehr auf, und so sind diese Anpassungen denn nichts anderes als morphologische, passive Anpassungen, die nur durch die Selektion zu erklären sind, die ihre Vervollkommnung also nur auf dem Wege der natürlichen Zuchtwahl erlitten haben. Das wird denn auch bestätigt durch die ontogenetische Entwicklung der verschiedenen Bienen, bei der alle diese Anpassungen erst an den Imagines nach der letzten Häutung auftreten.

Und ebenfalls als passive Anpassung ist die so äußerst variable Behaarung der verschiedenen Glieder zu betrachten Es wäre ja nicht ausgeschlossen, daß der beim Anheften des Pollens ausgeübte Reiz eine größere und stärkere Haarbekleidung her-

vorgerufen habe, aber ohne allen Zweifel würde diese Haarbekleidung, die ja wiederum nichts anderes als ein totes Hautprodukt ist, durch den steten Gebrauch eher wieder abgenutzt als in ihrer Ausbildung gefördert werden. Sie ist also eine passive Anpassung, die nur durch ihre Gegenwart nützt, wie ferner auch die reichen und mannigfaltigen Verzweigungen, Befiederungen und Verästelungen der Haare selbst solche passiven Anpassungen sind, da ja auch diese nicht durch den Gebrauch entstanden sein können. Die Möglichkeit der Entstehung all dieser passiven Anpassungen ist aber nur zu erklären durch die natürliche Zuchtwahl, indem diese sich zufällig entstandener Keimesvariationen bemächtigte und sie dann weiter züchtete.

Prüfen wir nun zum Schlusse in einem kurzen, vergleichenden Rückblick unsere Ergebnisse auf die verwandtschaftlichen Beziehungen hin, und zwar im besonderen im Vergleich mit den phylogenetischen Reihen der Bienen, wie sie von anderen Gesichtspunkten aus, besonders nach der Entwicklung der Mundteile aufgestellt worden sind, so ist als wichtigstes Ergebnis hervorzuheben, daß die Entwicklungsreihe des Pollensammelapparates im wesentlichen mit diesen Reihen übereinstimmt. Es sind nur einige wenige Gattungen, die stark abweichend sich verhalten, so vor allem Ceratina, die nach dem Pollensammelapparat die niedrigste Stufe einnimmt, nach der Beschaffenheit der Mundteile jedoch ganz wesentlich höher steht und fast Anthophora oder Eucera gleichzustellen ist, und weiter die Gattung Andrena, die umgekehrt in ihren Mundteilen eine sehr primitive Ausbildung zeigt, der nach der Einrichtung ihres Pollensammelapparates jedoch eine sehr viel höhere Stellung eingeräumt werden muß.

Nach den vergleichend morphologischen Untersuchungen über die „Mundteile der solitären Apiden" von Demoll sollen zunächst betreffs Ceratina die Mundwerkzeuge „sehr an die der höchst entwickelten Beinsammler (Anthophora, Eucera) erinnern". In der Beschaffenheit des Pollensammelapparates liegt ein durchgreifender Unterschied bereits darin, daß Ceratina ein äußerst primitiver Schenkelsammler ist, während die „höchstentwickelten Beinsammler" ausgeprägte Schienensammler darstellen. Der bei Ceratina in nahezu ursprünglichster Weise durch eine einfache stärkere Behaarung sämtlicher Glieder fast ohne Umformung dieser Glieder gebildete Sammelapparat ist durchaus verschieden von dem Pollensammelapparat der höchstentwickelten

Schienensammler gestaltet. Letztere nehmen infolge der weitgehendsten Differenzierungen eine sehr viel höhere Stellung ein, nicht nur hinsichtlich der Anordnung der Behaarung, welche zunächst, im Gegensatz zu Ceratina, die dem Eintragen des Pollens dienenden Haare fast ausschließlich auf die Tibia hin konzentriert, und welche ferner scharf zwischen Sammelhaaren einerseits und Bürstenhaaren andererseits unterscheidet, sondern auch hinsichtlich der mannigfaltigen Umformungen in der Gestalt der Glieder, die in der Hauptsache in der außerordentlichen Verbreiterung und Verlängerung des Metatarsus und in der starken Abplattung sämtlicher Glieder gipfeln.

Umgekehrt spricht DEMOLL auf Grund seiner Untersuchungen über die Mundteile der Bienen der Gattung Andrena eine äußerst niedere Stellung in der phylogenetischen Reihe zu; er führt sie mit Halictus auf ungefähr gleicher Stufe stehend an. Zwar sind ja auch bezüglich des Pollensammelapparates einige Ähnlichkeiten mit dieser Gattung vorhanden, doch ist der Sammelapparat von Andrena schon deshalb sehr viel höher ausgeprägt, weil er fast alle die bei den zahlreichen solitären Bienengattungen auftretenden Einrichtungen in sich nicht nur vereinigt, sondern als besondere Eigentümlichkeit zudem noch die eigenartige Trochanter- und Brustlocke ausgebildet hat, die beide als sehr wesentliches Moment beim Eintragen des Blütenstaubes mit in Betracht kommen.

Fragen wir uns nach dem Grunde dieser verschiedenartigen Ausbildungen von Mundteilen und Pollensammelapparaten, so mag dieser vielleicht in einer ungleichen Ernährung der Larven durch Pollenmassen und Blumennektar zu suchen sein. Während Ceratina vielleicht in erster Linie mehr Nektar und weniger Blütenstaub zum Aufziehen ihrer Brut verwendet, mögen die Verhältnisse bei Andrena gerade umgekehrt liegen. Jedenfalls ist die Wahrscheinlichkeit der Annahme sehr groß, daß im allgemeinen die Versorgung der Larven durch Nektar und Blütenstaub bei den verschiedenen Gattungen in demselben Verhältnis erfolgt, daß infolgedessen die Entwicklung der Mundwerkzeuge mit derjenigen des Pollensammelapparates im wesentlichen gleichen Schritt hält. Und diese Annahme wird ja auch, von obigen Ausnahmen abgesehen, im großen ganzen durch beide Reihen bestätigt. Das zeigt sich ziemlich genau bei den niedrigstehenden Formen, wie Dufourea, Camptopoeum, Panurginus und Rhophites, bei den Formen mittlerer Stufe, wie Panurgus, Dasypoda und Xylocopa und

endlich vor allem bei denen höchster Ausbildung, wie Eucera, Melitta, Macropis und Anthophora. Inwieweit die Bienen aber vielleicht gleichzeitig gezwungen worden sind, durch die natürlichen Verhältnisse beim Blumenbesuch ihre Sammelorgane, sowohl die des Pollens wie die des Nektars, abzuändern und den Blumen anzupassen (wenn man dabei die verschiedenartige Länge der Blüten und der Staubgefäße an einer und derselben Pflanze und damit zugleich das Sammeln des Nektars und des Blütenstaubes bedenkt), das entzieht sich meiner augenblicklichen Beurteilung.

Besonderer Erwägung bedarf noch die Gattung Colletes, über deren systematische Stellung man noch ziemlich im Dunkeln tappt und die bisher im allgemeinen noch zu den Urbienen, zu den Prosopinen, gezählt worden ist. Hinsichtlich der Ausbildung ihres Pollensammelapparates, vor allem bezüglich der schwach angedeuteten Trochanterhaarlocke bei noch anderen Erscheinungen verwandtschaftlicher Natur bringe ich sie in Beziehung mit der Gattung Andrena, zumal sie auch von Demoll nach der Ausbildung der Mundwerkzeuge jener Bienengattung „entschieden näher" gestellt wird als Prosopis. Dabei ist mir wohl bewußt, daß ich die augenblicklich weitverbreitete Ansicht umstoße, nach der die beiden Gattungen Prosopis und Colletes ihrem Nestbau zufolge deshalb eng miteinander verwandt sein sollen, weil die Arten beider als Muttertiere seidenartige Gespinste zur Herstellung ihrer Nistzellen benutzen.

Endlich darf nicht unerwähnt bleiben, daß sich auch in der Beschaffenheit der hinteren Extremität der Schmarotzerbienen Beziehungen zu den pollensammelnden Verwandten erkennen lassen, die allerdings um so abweichender sind, je höher die Form parasitisch spezialisiert ist. Vor allem hat sich speziell aus den Untersuchungen des Hinterbeines von Sphecodes reticulatus Thoms. ♀ mit sehr großer Wahrscheinlichkeit ergeben, daß diese Gattung Sphecodes phylogenetisch direkt aus der sammelnden Bienengattung Andrena abzuleiten ist.

IV. Die verschiedenen Haarformen der Sammelapparate.

Eine letzte, aber ebenfalls sehr wichtige Anpassung an das Pollensammeln liegt in der außerordentlich starken Differenzie-

rung der Form der Haare, welche äußerst verschiedenartig gestaltet ist und die größte Mannigfaltigkeit aufweist. Mit einer etwas genaueren Untersuchung dieser Haarformen möchte ich meine Arbeit schließen.

Die ersten Angaben über das Auftreten von gefiederten und verzweigten Haaren bei Insekten finden sich schon bei Réaumur, Frederick Smith u. a. Aber die erste und bisher auch einzigste etwas genauere Untersuchung solcher Haare stammt aus dem Jahre 1878 von dem englischen Forscher Edward Saunders, der das Vorkommen solcher Haare am ganzen Bienenkörper untersuchte. Ich habe allein die Haarformen an den Beinen der verschiedenen Bienenarten einer eingehenden Untersuchung unterzogen, um festzustellen, ob etwa die Haare des Hinterbeines des Weibchens, speziell die beim Sammeln beteiligten, eine besondere Ausbildung erfahren haben gegenüber den Haaren der anderen Beine oder vor allem gegenüber denen des Hinterbeines des nichtsammelnden Männchens. Und ich bin zu der Erkenntnis gelangt, daß dies meist tatsächlich der Fall ist. So finden sich bestimmte eigenartig gefiederte Haarformen (Fig. 24, 25 u. 26 mit den allmählichen Übergangsstadien zu Fig. 21, 22 u. 23) nur auf der beim Sammeln stark benutzten Tibia des Weibchens und zwar nur bei den vier Gattungen *Ceratina*, *Halictoides*, *Halictus* und *Colletes*, während sie den Mittelbeinen der Weibchen und den Hinterbeinen der Männchen fehlen. Gerade diese Haare sind so charakteristisch, daß ich ihr Auftreten an der Tibia dieser vier Arten geradezu für einen weiteren Beweis der phylogenetischen Verwandtschaft von *Ceratina*, *Halictoides*, *Halictus* und *Colletes* halten möchte. Dies wird bei den drei letztgenannten Arten noch bestätigt durch das Vorkommen anderer besonderer, zweiseitig gefiederter Haarformen (Fig. 31 u. 32) an den beim Sammeln nicht minder beteiligten Gliedern, wie Coxa, Trochanter und Femur. Auch diese Formen sind ausschließlich jenen drei Gliedern des Hinterbeines dieser Weibchen eigentümlich und fehlen zudem wieder dem weiblichen Mittelbeine und der hinteren Extremität des Männchens. Sehr stark beim Sammeln beteiligt ist ferner der Femur vom Hinterbeine von *Halictus*; dementsprechend haben auch seine Haare die weitgehendste Differenzierung in solche mit langen Seitenverzweigungen erfahren (Fig. 27), wodurch sie von den wenig differenzierten Haaren des Mittelbeines und des männlichen Hinterbeines wiederum durchaus verschieden sind. Auch die Hinterbeine von *Panurgus calcaratus* Scop. ♀ unter-

scheiden sich von den anderen zum Vergleich herangezogenen Beinen durch eine besondere Differenzierung ihrer Sammelhaare (Fig. 14, 15 u. 16). Durch alles dies ist aber die Wahrscheinlichkeit der Annahme sehr groß, daß diese starke Differenzierung der Haare nichts anderes als eine Anpassung an das Pollensammeln ist. Wenn auch die nichtsammelnden Männchen gefiederte, verzweigte und schwach verästelte Haare zuweilen aufzuweisen haben, muß dies so erklärt werden, daß die Haare sämtlicher sammelnden Bienenarten, sowohl die des Weibchens wie die des Männchens, von vornherein die Tendenz zeigten, sich zu verfiedern, daß sie speziell an der hinteren Extremität des Männchens vielleicht unter Annahme besonderer Funktion im Dienst der geschlechtlichen Tätigkeit diese Differenzierung erlitten haben können. Bei den parasitischen Formen zeigt sich sekundäre Reduktion der komplizierten Haarformen, am stärksten bei den in der Rudimentation des Pollensammelapparates am weitesten vorgeschrittensten Formen (Nomada), weniger stark bei den noch jungen Parasiten (Sphecodes), wiederum ein Beweis dafür, daß sie phylogenetisch von Sammelbienen abzuleiten sind.

Das Ursprüngliche war jedenfalls eine einfache Behaarung des ganzen Beines durch einfache, glatte und nicht differenzierte Haare, wie es uns durch Prosopis confusa Nyl. ♀ veranschaulicht wird. Mit der Übernahme der Funktion des Pollensammelns durch die hintere Extremität haben dann die Haare allmählich die mannigfaltigsten Umbildungen erlitten. Diese nehmen jedoch nicht, wie man vielleicht erwarten könnte, mit steigender Reihe an Komplikationen zu, sondern letztere richten sich einzig und allein danach, ob die Haare die alleinigen Hilfsmittel zum Eintragen sind oder ob außerdem noch andere Hilfsmittel bei dieser Tätigkeit mit herangezogen werden. So habe ich festgestellt, daß die höchstkompliziertesten Haarformen den „Trockensammlern" zukommen (vgl. Ceratina, Halictoides, Halictus, Colletes und Panurgus — Fig. 14—16, 21—27, 31 und 32), daß dann aber, sobald die Pollenmasse feucht zu einem Klumpen zusammengeballt und ihr auf diese Weise schon eine ziemliche Festigkeit gegeben wird, die Sammelhaare wieder weniger stark differenziert und gar ganz glatt werden. Am deutlichsten zeigt uns letztere Erscheinung die Haarbekleidung der Tibien von Eucera, mehr noch Melitta (glatte Borsten), am besten jedoch die Körbchenhaare von Bombus und Apis (Fig. 3).

Saunders ordnet die von ihm gefundenen verschiedenen Haarformen folgenden neun, von ihm aufgestellten Gruppen unter:

1. Einfache Haare, die gelegentlich an verschiedenen Stellen des Körpers, an dem Sammelapparat einiger Andrenenarten usw., ferner an der Pollenbürste von Osmia und Anthidium vorkommen.
2. Einfache Haare, mit einer leichten Schwellung oberhalb ihrer Basis, die an dem Sammelapparat von Andrena albicans ♀ usw. auftreten.
3. Steife, gerade, dornenartige und spiralig gedrehte (spirally grooved) Haare, die die Pollenbürste von Megachile, die Haarbekleidung der Hintertibia von Andrena ablicans ♂ usw. bilden.
4. Gesägte oder sehr kurz gefiederte Haare (die am Thorax und am Körper der meisten Arten zu finden sind).
5. Haare mit langen Fiedern (die in jeder Gattung — am schönsten rund um den Metathorax von Colletes, Eucera, Apis usw. gefunden werden).
6. Steife, schwach dornig verzweigte Haare (Sammelapparat von Macropis usw.).
7. Lange, sich schlängelnde, mit Verzweigungen versehene Haare.
8. Nicht sehr steife Haare, mit ein oder zwei kurzen, zahnartigen Zweigen nahe der Spitze oder mit mehreren Zweigen, die zumeist auf einer Seite stehen und die bisweilen fast fächerförmig gestaltet sind (an der Tibia von ♂ und ♀ Andrena albicans, Colletes cunicularia und den meisten Andreniden).
9. Schwach spiralig gedrehte Haare, die an ihrer Spitze sich erweitern und abflachen und die bisweilen sehr kurz sein können (an der Innenseite der Hintertibia von Andrena, Megachile usw.).

Auf Grund meiner etwas eingehenderen Untersuchung, die sich zum Unterschied von der von Saunders allein auf die Haare der Extremitäten der Bienen erstreckt und die das Vorhandensein einer weitaus größeren Mannigfaltigkeit in der Beschaffenheit der Haarformen ergeben hat, bin ich zu einer ganz anderen Einteilung und zur Aufstellung folgender 10 Gruppen gelangt.

Ich unterscheide:
zunächst A. hinsichtlich der **Form:**

I. **Einfache, glatte, gerade oder schwach gekrümmte Haare,**

kurz und gerade (Fig. 1) am ganzen Hinterbeine von Prosopis confusa Nyl. ♀ und an den Hinterseiten der Tibien und der ersten Tarsenglieder sehr vieler Gattungen,

kurz und schwach gebogen (Fig. 2) nur an der Tibia des Hinterbeines von Prosopis confusa Nyl. ♀, ferner als Bürstenhaare fast regelmäßig auf der Hinterseite des Femurs,

lang und gekrümmt als Körbchenhaare (Fig. 3) an den Tibien der sozialen Bienen, besonders bei Apis mellifica, ferner als Sammelhaare (Fig. 4) an den Tibien mancher solitären Bienen (Rhophites),

borstenartig (Fig. 5 u. 6) häufig als Bürstenhaare am ersten Tarsenglied, an dem sie zumeist die ganze Haarbekleidung der Hinterseite ausmachen,

mit einer Verdickung an der Spitze (Fig. 7) nur am Femur und an der Tibia des Hinterbeines von Meliturga clavicornis Latr. ♂.

II. **Stumpf-zahnartige Haare.**

Nur am Unterrande der Innenfläche der Tibia von Bombus und Apis, wo sie einen Teil der „Wachszange" ausmachen (Fig. 8 u. 9).

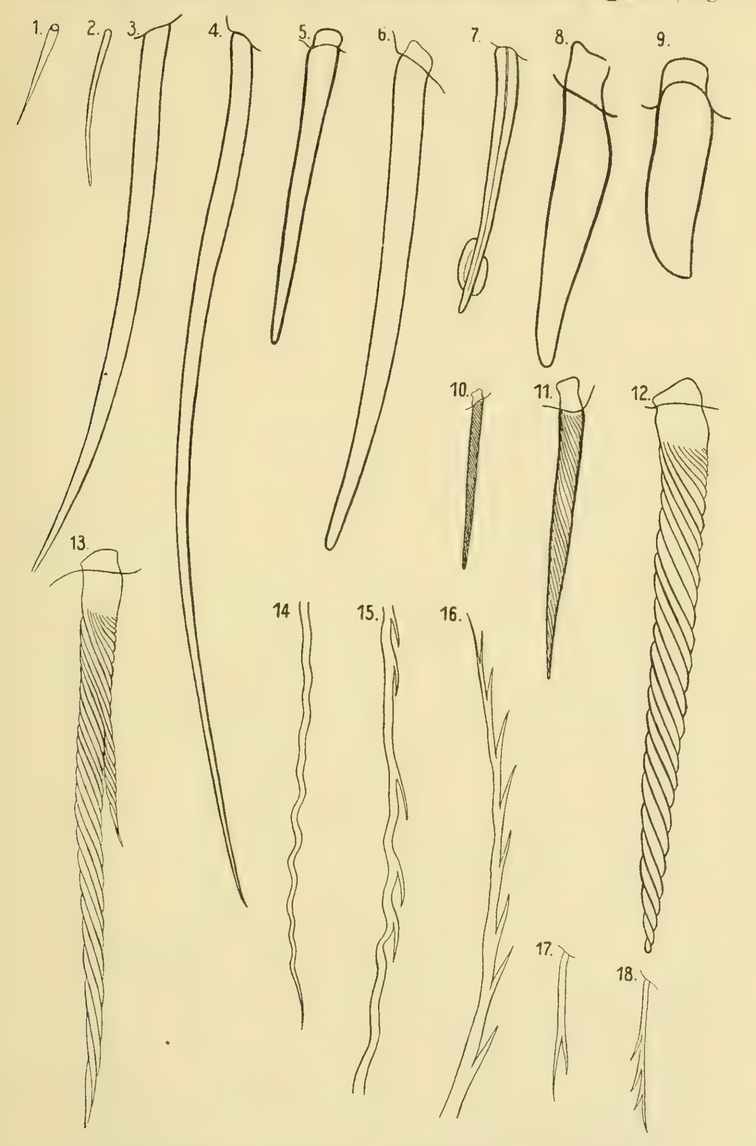
III. **Mit Spiralrinne versehene Haare** (Fig. 10, 11 u. 12).

Sie bilden regelmäßig die starke Borstenreihe auf der Innenkante und hinteren Unterkante des Metatarsus des Hinterbeines, kommen dann aber auch häufig als Bürstenhaare auf der ganzen Hinterseite dieses Gliedes vor (Colletes, Meliturga). Besonders Colletes zeichnet sich durch den Besitz stark spiralig gedrehter Haare (Fig. 12) aus, die sich hier nicht allein auf die Hinterseite des ersten Tarsengliedes beschränken, vielmehr in fast derselben Stärke auch auf der ganzen Vorderseite dieses Gliedes und selbst an der Tibia auftreten. Fast in demselben Maße gilt dies vom Mittelbeine von Colletes.

Zuweilen können solche mit einer Spiralrinne versehene Haare einen oder mehrere Seitenäste abgeben, die dann ebenfalls spiralig gedreht sind, so am Metatarsus von Halictus calceatus Scop. ♀ (Fig. 13) und manchmal an den 2. und 3. Tarsengliedern des Hinter- und Mittelbeines dieser und anderer Arten.

IV. **Wellenförmige Haare.**

Sie sind zu finden nur an dem Hinterbeine von Panurgus calcaratus Scop. ♀ und sind entweder **glatt** (Fig. 14)



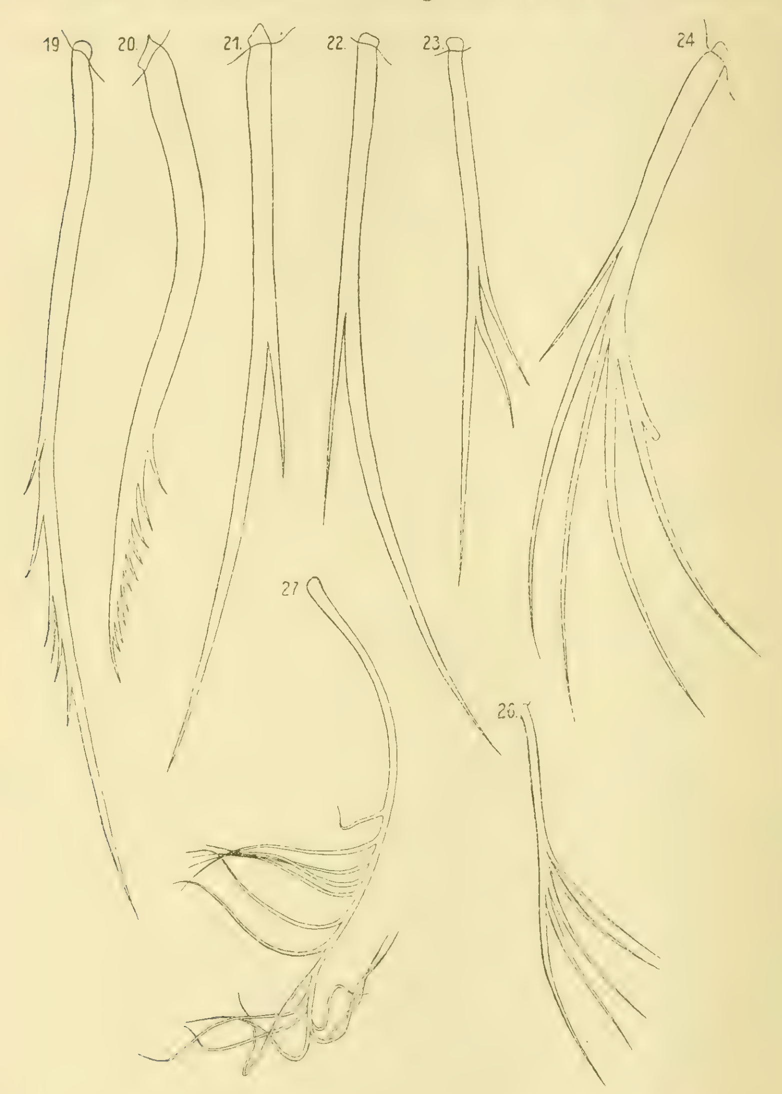
Haarformen. Schema I. (Erklärungen am Schluß.)

oder mit **kurzen, spitzen, dornenartigen Seitenästen oder Seitenzweigen versehen** (Fig. 15 u. 16), die in unregelmäßiger Folge stets der konvexen Krümmung der Welle ansitzen.

Fig. 14 überall am Trochanter, Femur und an der Tibia.

Fig. 15 nur an der Innenseite der Tibia.

Fig. 16 als Übergangshaare von den Haaren wie Fig. 14, zu den Büschelhaaren wie Fig. 33, 34 und 35, indem die



Haarformen. Schema II. (Erklärungen am Schluß.)

wellenförmige Krümmung ganz langsam mehr und mehr verschwindet, wobei die dornenartigen Fortsätze stetig an Größe zunehmen und allmählich abwechselnd nach dieser und jener Seite aus der einen Ebene heraustreten und sich in einem spitzen Winkel zueinander stellen.

Dann B. hinsichtlich der **Befiederung:**

V. **Einseitig gefiederte Haare,**

a) **mit kurzen, dornenartigen Seitenästen, als kurze Haare** (Fig. 17 u. 18) nur höchst selten bei Prosopis confusa Nyl. an der Coxa, beim ♀ und ♂, **als längere, gebogene Haare** (Fig. 19 u. 20) verstreut an Coxa, Trochanter, Femur und Tibia, bei letzterer häufiger an der Innenseite (Rhophites, Dufourea ♀);

b) **mit mehreren langen, fächerförmig angeordneten Seitenästen nur auf der konvexen Seite.**

Einfachster Fall Fig. 21, 22, dann Fig. 23, 24, 25 und 26. Letztere, also mit mehreren langen Seitenästen versehene Haare treten stets nur an der Tibia des Hinterbeines der Weibchen auf, kommen also nie beim Männchen oder an den Vorder- und Mittelbeinen des Weibchens vor und finden sich nur bei den Gattungen Ceratina, Halictus, Halictoides und Colletes. Am meisten Seitenäste tragen die Haare der Außenseite der Tibia, allmählich werden diese Seitenäste über die Vorderseite hinübergehend seltener (Fig. 21 u. 22), bis sie schließlich an der Innenseite ganz verschwinden;

c) **mit außergewöhnlich langen und schlanken Seitenverzweigungen, die sich wegen ihrer Länge unter sich und mit denen der Nachbarhaare leicht verfangen** (Fig. 27).

Alleiniges Auftreten nur am Femur von sämtlichen Halictusweibchen.

VI. **Zweiseitig gefiederte Haare,**

a) **mit geringerer Zahl von Seitenästen auf der einen als auf der anderen Seite,**

Fig. 28 u. 29 an der Tibia von Rhophites quinquespinosus Spin. ♀ und Dufourea vulgaris Schenck ♀, auch an der Coxa von Halictus affinis u. a. m.

Fig. 30 am Femur und am Trochanter von Ceratina cyanea K. ♀ und Dufourea vulgaris Schenck ♀;

b) **mit rechts- und linksseitigen, langen Seitenästen in unregelmäßiger Abwechslung.**

Diese sind ebenfalls wieder nur dem Hinterbeine von Weibchen eigentümlich und treten hier nur auf als Sammelhaare an Coxa, Trochanter und Femur von Halictus, Halictoides und Colletes (Fig. 31, 32).

VII. Längere, steife, mehr oder weniger stark gebogene Haare, die auf der konvexen Seite in regelmäßiger Abwechslung

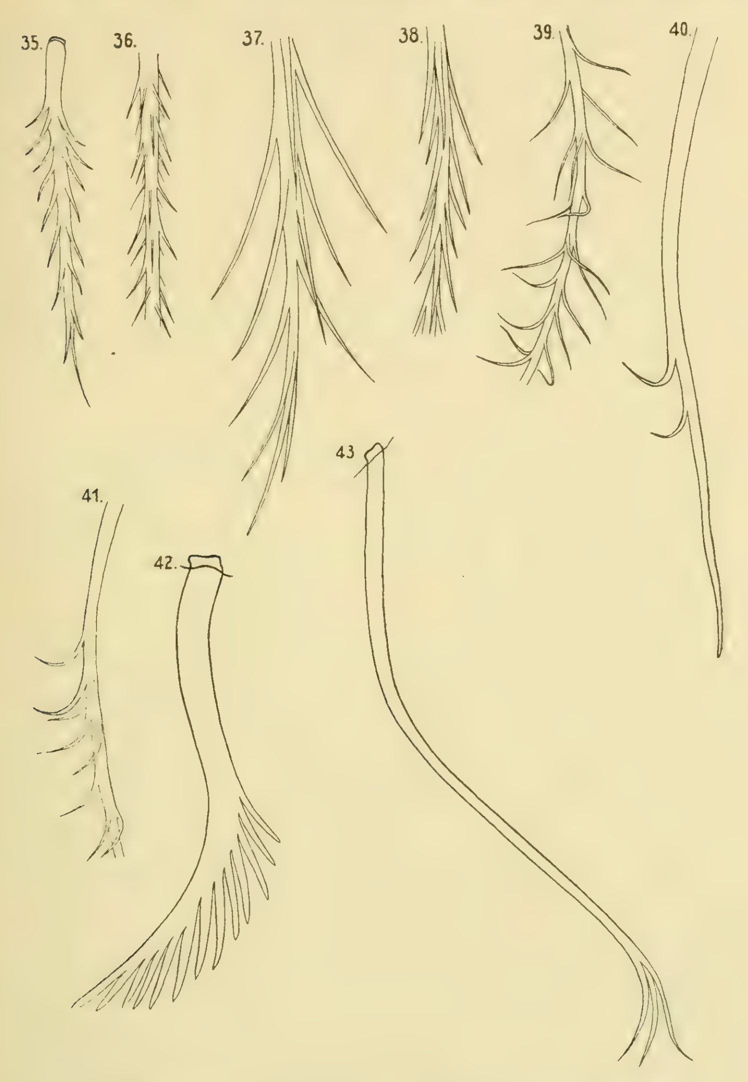


Haarformen. Schema III. (Erklärungen am Schluß.)

nach rechts und links lange Seitenäste abgeben, welche in einem spitzen Winkel zueinander stehen.

Fig. 33 u. 34 als Seitenansicht, Fig. 35 von oben gesehen. Sie bilden vor allem stets die Büschelhaare am

distalen Ende des Femurs oberhalb der ovalen Platte der Tibia und finden sich hier sowohl beim Männchen wie beim Weibchen. Außerdem treten sie häufig an der Außenseite



Haarformen. Schema IV. (Erklärungen am Schluß.)

der Tibien der Mittelbeine, sowie auch an den Tibien und Vorderseiten der ersten Tarsenglieder der Hinterbeine des Weibchens auf, kommen aber hin und wieder auch beim Männchen vor.

VIII. **Allseitig befiederte Haare,**

a) **mit zahlreichen, kurzen und dornenartigen Fiedern** nur bei Dasypoda, am Hinterbeine des Männchens, wie auch am Mittel- und Hinterbeine des Weibchens (Fig. 36);

b) **mit längeren, stärkeren Ästen** (Fig. 37), **die sich manchmal fast dachziegelartig decken** (Fig. 38); Fig. 37 unregelmäßig verstreut, so an Coxa, Trochanter und Femur von Mittelbeinen (Panurgus, Andrena), an der Tibia von Hinterbeinen vieler Weibchen (Andrena usw.);

Fig. 38 nur bei Colletes, an Coxa, Trochanter und Femur, am Mittel- und Hinterbeine des Weibchens;

c) **mit langen und feinen Ästen** nur bei Sphecodes ♀ (Fig. 39, 40, 41).

IX. **Schwach gekrümmte, starre Borsten mit starren, kammartig angeordneten und einseitig der konvexen Seite angefügten Seitenästen.**

Nur beim Weibchen von Meliturga, wo sie an der Tibia einen die ovale Platte umgebenden Kranz bilden (Fig. 42).

X. **Lange, leicht geschwungene Haare, die sich an ihrer Spitze büschelartig spalten** (Fig. 43).

Nur am Haarbüschel des ersten Tarsengliedes der Anthophoraweibchen.

Die Untersuchungen vorliegender Arbeit wurden im phyletischen Museum der Universität Jena im W.-S. 1910/11 und im S.-S. 1911 ausgeführt. Bevor ich nun die Arbeit abschließe, möchte ich nicht unterlassen, mich einer angenehmen Pflicht zu entledigen und meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Meisenheimer, der jederzeit meiner Arbeit nicht nur das größte Interesse entgegenbrachte, sondern mich auch stets in allem bereitwilligst mit Rat und Tat unterstützte, der mir ferner auf seinen Exkursionen und Spaziergängen einen guten Teil des verarbeiteten Materials gefangen hat, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Ebenso bin ich auch Herrn Lehrer J. D. Alfken aus Bremen zu größtem Danke verpflichtet, der ebenfalls jeden Augenblick seiner so kostbaren Zeit für mich und meine Arbeit herzugeben bereit war, der vor allem in liebenswürdiger Weise das durch die Konservierung in Alkohol bedeutend erschwerte Bestimmen des gefangenen Materials mir abnahm, mir die Lücken in meiner Sammlung durch Exemplare seiner Sammlung ergänzte und durch Mitteilungen aus seiner umfassenden Kenntnis der Bienenliteratur mir meine Arbeit ganz wesentlich erleichterte.

Literaturverzeichnis.

Ashmead, W. H., „The Phylogeny of the Hymenoptera". Proceedings of the Entom. Soc. of Washington, Vol. III, No. 5.

Burmeister, „Handbuch der Entomologie". Halle 1832.

Buttel-Reepen, H. v., „Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates". Leipzig 1903.

Dahl, F., „Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Insektenbeine". Arch. f. Naturgesch. L. 1. (50. Jahrg., 1. Heft.) Berlin 1884.

Demoll, R., „Die Mundteile der solitären Apiden". Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. XCI, Heft 1. Leipzig 1908.

Friese, H., „Beiträge zur Biologie der solitären Blumenwespen". Zool. Jahrb., Abt. Syst., Bd. III, 1883.

Ders., „Die Bienen Europas", Teil I—III: Berlin 1895, 96, 97; Teil IV—VI: Innsbruck 1898, 99, 1901.

Hoffer, „Die Hummeln Steiermarks". 31. Jahresber. der Landes-Oberrealschule in Graz. 1882.

Knuth, H., „Handbuch der Blütenbiologie". Bd. I und II. Leipzig 1898/99.

Kolbe, H. J., „Einführung in die Kenntnis der Insekten". Berlin 1893.

Latreille, „Considérations générales sur l'ordre naturel des animaux composant les classes des crustacés, des arachnides et des insectes".

Müller, H., „Die Entwicklung der Blumentätigkeit der Insekten". Kosmos, Bd. IX, 1881.

Ders., „Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitige Anpassung beider". Leipzig 1873.

Ders., „Anwendung der Darwinschen Lehre auf Bienen". Verh. d. naturw. Ver. d. Rheinl. u. Westf., XXIX, 1872.

Pérez, J., „Les Abeilles". Paris 1889. Libraire Hachette.

Sájo, K., „Unsere Honigbiene". Kosmos 1909. Ordentl. Veröffentl. 3.

Saunders, Edw., „Remarks on the hairs of some of our British Hymenoptera". Trans. Entom. Soc. London 1878 (pag. 169—171).

Schmiedeknecht, H. L. Otto, „Apidae Europaeae". Gumperda und Berlin 1882—87.

Ders., „Die Hymenopteren Mitteleuropas". Jena 1907.

Sprengel, C. Ch., „Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und der Befruchtung der Blumen". 1793.

Stadler, H., „Die Biologie der Biene". Würzburg 1911.

Taschenberg, E. L., „Die Hymenopteren Deutschlands". Leipzig 1866 (Bremen, Verlag von M. Heinsius).

Verhoeff, C., „Beiträge zur Biologie der Hymenopteren". Zool. Jahrb., Abt. Syst., Bd. VI, 1892.

Verzeichnis der Haarformen.

Schema I.

Fig. 1. Haar von der Tibia von Prosopis confusa Nyl. ♀. Vergr. 263:1.
Fig. 2. Desgl. Vergr. 263 : 1.
Fig. 3. Haar von der Tibia von Apis mellifica ♀. Vergr. 150 : 1.
Fig. 4. Haar von der Tibia von Rhophites quinquespinosus Spin. ♀. Vergr. 263 : 1.
Fig. 5. Borste vom 2. Tarsenglied von Rhophites quinquespinosus Spin. ♀. Vergr. 263 : 1.
Fig. 6. Borste vom Metatarsus von Rhophites quinquespinosus Spin. ♀. Vergr. 263 : 1.
Fig. 7. Haar aus dem die ovale Platte der Tibia umgebenden Haarkranz von Meliturga clavicornis Latr. ♂. Vergr. 263 : 1.
Fig. 8. 12. Zahn von der hinteren Unterkante der Tibia von Apis mellifica ♀. Vergr. 150 : 1.
Fig. 9. 1. Zahn von der hinteren Unterkante der Tibia von Apis mellifica ♀. Vergr. 150 : 1.
Fig. 10. Borste vom Metatarsus von Prosopis confusa Nyl. ♀. Vergr. 263 : 1.
Fig. 11. Haar aus dem Haarschopf der Tibia von Prosopis confusa Nyl. ♀. Vergr. 263 : 1.
Fig. 12. Borste vom 2. Tarsenglied von Colletes picistigma ♀. Vergr. 263 : 1.
Fig. 13. Borste vom Metatarsus von Halictus calceatus Scop. ♀. Vergr. 263 : 1.
Fig. 14. Haar von der Außenseite der Tibia von Panurgus calcaratus Scop. ♀. Vergr. 263 : 1.
Fig. 15. Haar von der Innenseite der Tibia derselben Art. Vergr. 263:1.
Fig. 16. Haar vom Femur (nahe dem Büschel) von derselben Art. Vergr. 263 : 1.
Fig. 17. Haar vom Unterrand der Coxa von Prosopis confusa Nyl. ♀. Vergr. 263 : 1.
Fig. 18. Haar von der Coxa des Mittelbeines von Prosopis confusa Nyl. ♀. Vergr. 263 : 1.

Schema II.

Fig. 19. Haar von der Tibia von Rhophites quinquespinosus Spin. ♀. Vergr. 263 : 1.
Fig. 20. Haar von der Tibia von Systropha curvicornis Scop. ♀. Vergr. 263 : 1.
Fig. 21. Haar vom Metatarsus von Ceratina cyanea K. ♀. Vergr. 263 : 1.
Fig. 22. Haar von der Innenseite der Tibia von Halictus affinis Schenck ♀. Vergr. 263 : 1.
Fig. 23. Haar vom Trochanter von Ceratina cyanea K. ♀. Vergr. 263 : 1.
Fig. 24. Haar von der Innenseite der Tibia von Halictus affinis Schenck ♀. 263 : 1.
Fig. 25. Haar von der Tibia von Halictus calceatus Scop. ♀. Vergr. 263 : 1.
Fig. 26. Haar vom Femur von Colletes picistigma ♀. Vergr. 60 : 1.
Fig. 27. Haar vom Femur von Halictus affinis Schenck ♀. Vergr. 150 : 1.

Schema III.

Fig. 28. Haar von der Coxa von Halictus affinis Schenck ♀. Vergr. 263 : 1.
Fig. 29. Haar von der Tibia von Rhophites quinquespinosus Spin. ♀. Vergr. 263 : 1.
Fig. 30. Haar von der Tibia von Ceratina cyanea K. ♀. Vergr. 263 : 1.
Fig. 31. Haar vom Femur von Colletes picistigma ♀. Vergr. 60 : 1.
Fig. 32. Haar vom Trochanter von Halictus affinis Schenck ♀. Vergr. 263 : 1.
Fig. 33. Haar von der Außenseite der Tibia von Halictus affinis Schenck ♀. Vergr. 263 : 1.

Fig. 34. Haar von dem Haarbüschel des Femurs von Halictus affinis Schenck ♀. Vergr. 263 : 1.

Schema IV.

Fig. 35. Haar vom 1. Tarsus von Halictus calceatus Scop. ♀. Vergr. 263 : 1.

Fig. 36. Teil eines Haares der Tibia von Dasypoda plumipes Panz. ♀. Vergr. 263 : 1.

Fig. 37. Teil eines Haares der Tibia von Andrena labialis K. ♀. Vergr. 263 : 1.

Fig. 38. Teil eines Haares der Coxa von Colletes picistigma ♀. Vergr. 263 : 1.

Fig. 39. Teil eines Haares des Trochanters von Sphecodes reticulatus Thoms. ♀. 150 : 1.

Fig. 40. Teil eines Haares der Außenseite der Tibia von Sphecodes reticulatus Thoms. ♀. Vergr. 150 : 1.

Fig. 41. Dasselbe wie 40. Vergr. 150 : 1.

Fig. 42. Haar aus dem die ovale Platte umgebenden Haarkranz von Meliturga clavicornis Latr. ♀. Vergr. 263 : 1.

Fig. 43. Büschelhaar vom 1. Tarsengliede von Anthophora bimaculata Panz. ♀. 263 : 1.

Verzeichnis der Tafelfiguren.

Tafel I.

Fig. 1. Rechtes Hinterbein von Prosopis confusa Nyl. ♀. Hinterseite. * außen; ** innen. Vergr. 27 : 1.

Fig. 2a. Rechtes Hinterbein von Ceratina cyanea K. ♀. Hinterseite. Vergr. 27 : 1.

Fig. 2b. Rechtes Hinterbein von Ceratina cyanea K. ♀. Vorderseite. Vergr. 27 : 1.

Fig. 3. Rechtes Hinterbein von Dufourea vulgaris Schenk. Hinterseite. Vergr. 27 : 1.

Fig. 4. Rechtes Hinterbein von Camptopoeum frontale F. ♀. Vorderseite. Vergr. 27 : 1.

Fig. 5. Rechtes Hinterbein von Panurginus montanus Gir. ♀. Hinterseite. Vergr. 27 : 1.

Fig. 6. Rechtes Hinterbein von Meliturga clavicornis Latr. ♀. Vorderseite. Vergr. 13 : 1.

Fig. 7. Rechtes Hinterbein von Rhophites quinquespinosus Spin. ♀. Vorderseite. Vergr. 27 : 1.

Fig. 8. Rechtes Hinterbein von Halictoides dentiventris Nyl. ♀. Vorderansicht. Vergr. 27 : 1.

Fig. 9. Rechtes Hinterbein von Halictus calceatus Scop. ♀. Vorderseite. * außen; ** innen. Vergr. 27 : 1.

Fig. 10. Rechtes Hinterbein von Halictus affinis Schenck ♀. Hinterseite. Vergr. 27 : 1.

Fig. 11. Rechtes Hinterbein von Colletes picistigma ♀. Vorderseite. Vergr. 27 : 1.

Fig. 12. Rechtes Hinterbein von Panurgus calcaratus Scop. ♀. Vorderseite. Vergr. 27 : 1.

Tafel II.

Fig. 13. Rechtes Hinterbein von Dasypoda plumipes Panz. ♀. Vorderseite. Vergr. 13 : 1.

Fig. 14. Rechtes Hinterbein von Xylocopa violacea L. ♀. Hinterseite. Vergr. 13 : 1.

Fig. 15. Rechtes Hinterbein von Melitta haemorrhoidalis ♀. Vorderseite. Vergr. 27 : 1.

Fig. 16. Rechtes Hinterbein von Macropis labiata F. ♀. Vorderseite. (Die Haare haben durch die Vorbehandlung etwas gelitten.) Vergr. 27 : 1.

Fig. 17. Rechtes Hinterbein von Anthophora bimaculata Panz. ♀. Vorderseite. Vergr. 27 : 1.

Tafel III.

Fig. 18. Rechtes Mittelbein von Andrena fuscipes K. ♀. Hinterseite. * außen; ** innen. Vergr. 27 : 1.

Fig. 19a. Rechtes Hinterbein von Andrena fuscipes K. ♀. Vorderseite. * außen; ** innen. Vergr. 27 : 1.

Fig. 19b. Rechtes Hinterbein von Andrena fuscipes K. ♀. Hinterseite. * außen; ** innen. Vergr. 27 : 1.

Fig. 20. Rechtes Hinterbein von Andrena labialis K. (Varietät: labiata Schenck) [Andr. Schencki Mor.] ♀. Hinterseite. * außen; ** innen. Vergr. 27 : 1.

Fig. 21a. Linkes Hinterbein von Bombus agrorum ♀. Außenseite. * hinten; ** vorn. Vergr. 13 : 1.

Fig. 21b. Linkes Hinterbein von Bombus agrorum ♀. Innenseite. * hinten; ** vorn. Vergr. 13 : 1.

Tafel IV.

Fig. 22a. Rechtes Hinterbein von Apis mellifica L. ♀. Außenseite. * hinten; ** vorn. Vergr. 13 : 1.

Fig. 22b. Rechtes Hinterbein von Apis mellifica L. ♀. Innenseite. * hinten; ** vorn. Vergr. 13 : 1.

Fig. 22c. Rechtes Hinterbein von Apis mellifica L. ♀. Innenseite. Vergr. 13 : 1.

Fig. 23. Rechtes Hinterbein von Sphecodes reticulatus Thoms. ♀. Hinterseite. Vergr. 27 : 1.

Fig. 24. Rechtes Hinterbein von Nomada rufipes Fabr. ♀. Hinterseite. Vergr. 27 : 1.

Fig. 25. Rechtes Hinterbein von Systropha curvicornis Scop. ♀. Hinterseite. (Die Behaarung ist tatsächlich straffer, die Haare haben durch die Vorbehandlung gelitten.) Vergr. 27 : 1.

Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Strepsipteren.

Von

Paul Rösch, Freiburg i. Br.

Mit Tafel V—VIII und 8 Figuren im Text.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.)

Einleitung.

Die merkwürdige Insektengruppe der Strepsipteren rief schon lange das Interesse der Naturforscher wach. Aber erst v. SIEBOLD (1843) gelang es, die Hauptzüge der Metamorphose festzulegen und ihre damalige Biographie von manchem unrichtigen Beiwerk zu befreien. Allein er beschränkte sich hierbei auf die Beschreibung der Veränderungen der äußeren Körperformen. Die Metamorphose der inneren Organe der Insekten überhaupt war damals noch fast gänzlich unbekannt. Erst die ausführlichen Untersuchungen WEISMANNS (1864) über die Dipterenentwicklung zeigten, daß die inneren Organe der Insekten während der Metamorphose mindestens ebenso durchgreifende Umwandlungen erfahren, wie die äußere Körpergestalt. Sie wurden grundlegend für eine große Anzahl von Arbeiten über embryonale und postembryonale Insektenentwicklung. Von diesen neuen Gesichtspunkten aus wurden dann in neuerer Zeit auch die Strepsipteren wieder untersucht, und zwar sind hauptsächlich zwei Arbeiten zu nennen: diejenige des Amerikaners CH. TH. BRUES (1903), der vornehmlich die Embryologie von Xenos Pekii beschreibt, und jene des Russen NASSONOV, ins Deutsche übersetzt von A. v. SIPIAGIN (1910), welche die Morphologie und postembryonale Entwicklung von Xenos, Stylops und Halictophagus zum Gegenstand hat. Daß so wenige Untersuchungen über diesen Gegenstand vorliegen, rührt wohl daher, daß die Strepsipteren nicht gerade häufige Insekten sind.

Im März 1910, bevor die deutsche Übersetzung der NASSONOVschen Untersuchungen vorlag, begann ich auf Veranlassung

von Herrn Geheimrat Weismann die innere Metamorphose des Männchens von Xenos Rossii zu studieren. Diese Art trifft man in Freiburg nicht selten in Polistes gallica an. Um mir die verschiedenen Altersstufen zu verschaffen, wurden möglichst oft frei lebende Wespen gefangen, die dann teilweise sofort, teils erst, nachdem ich sie gewisse Zeit in Gefangenschaft gehalten hatte, auf ihre Parasiten untersucht wurden. Auf diese Weise gelang es, eine ziemlich lückenlose Entwicklungsreihe zu erhalten, an deren Anfang mir leider nur die springenden Larven und die allerjüngsten Stadien fehlen, die sich eben in eine parasitäre Larve verwandelt haben. Hier möchte ich Herrn K. Strohm meinen besonderen Dank aussprechen für die liebenswürdige und bereitwillige Überlassung von lebendem und fixiertem Material, sowie von mancher fertigen Schnittserie, wodurch mir die oft mühevolle Materialbeschaffung wesentlich erleichtert wurde.

Die Wespen wurden vor der Präparation chloroformiert, und die ihrer Leibeshöhle sorgfältig entnommenen, lebenden Parasiten in heißem Sublimat fixiert. Die Tiere färbte ich dann mit Alaunkarmin oder Delafieldschem Hämatoxylin, um eine genaue Orientierung beim Schneiden zu ermöglichen. Als die geeignetste Einbettungsmethode erwies sich schließlich diejenige durch Xylol in Paraffin; es wurde auch die Einbettung aus Zedernholzöl angewandt und die Celloidinmethode versucht, die aber keine so gleichmäßig guten Resultate lieferten. Schnitte von 5, 7,5 und 10 μ Dicke wurden mit Hämatoxylin nach Delafield unter Gegenfärbung mit Pikrokarmin oder Eosin tingiert, das letztere nur, wenn aus irgend einem Grunde das Pikrokarmin nicht angenommen wurde. Auch wandte ich die Färbung mit Heidenhains Eisenhämatoxylin an, nach Vorfärbung mit Bordeauxrot, die namentlich für die Sichtbarmachung von Basalmembranen, Stäbchen, Zellgrenzen u. dgl. gute Dienste tat.

I. Die Extremitätenentwicklung.

Die Geschichte unserer Kenntnis von der Extremitätenentwicklung der Insekten glaube ich übergehen zu dürfen, da sie in der Arbeit von S. Jusbaschjanz (1910) über die nachembryonale Entwicklung der Stratiomyden eine eingehende Behandlung erfahren hat. Ich möchte deshalb auf seine Arbeit verweisen, namentlich auch aus dem Grunde, weil man in ihr gerade die neuesten Probleme klar zusammengestellt findet.

Anlagen von Körperanhängen werden bei den Strepsipteren von Ch. Th. Brues schon für ihre embryonale Zeit beschrieben und zwar drei Beinpaare und je ein Paar Mandibeln, Maxillen und Antennen. Diese liefern aber die Extremitäten der springenden Larve, auf die hier nicht eingegangen werden soll. Nachdem diese frei lebende sich zu einer parasitären Larve umgewandelt und sich gehäutet hat, beginnen sich von neuem Extremitätenanlagen zu bilden, jedoch nur für die männliche Imago. Es ist deshalb der Nachweis dieser Imaginalscheiben ein sicheres Kriterium für das Geschlecht der betreffenden Larve. Die Entwicklung dieser Körperanhänge wurde von mir näher untersucht. Bevor ich aber zu der eigentlichen Schilderung übergehe, möchte ich die kurzen Mitteilungen Nassonovs hierüber anführen, da seine Originalarbeit russisch ist, und seine Übersetzung von A. v. Sipiagin, herausgegeben von K. Hofeneder S. J., nicht hinreichend bekannt sein dürfte.

„Die Anlagen der äußeren Körperteile der Puppe erscheinen (wie wir schon gesehen haben) sehr früh unter den Chitintegumenten der Larve. In jenem Larvenstadium, wo die ersten Merkmale auftreten, durch welche sich die männlichen Larven von den weiblichen unterscheiden (Taf. VI, Fig. 13), beginnen auf der Epidermis der äußeren Thoraxtegumente sich ein Paar Verdickungen zu bilden, mit welchen sich eine Zellenanhäufung mesodermalen Ursprungs von innen vereinigt. Bei der weiteren Entwicklung vergrößern sich diese Verdickungen, werden mehr gewölbt und beginnen sich einzustülpen. Auf diese Weise bildet sich eine sackartige Vertiefung, deren Wände aus flachen Epithelzellen gebildet sind und auf deren Grunde die oben genannte Verdickung liegt. Diese Verdickungen werden immer gewölbter und verwandeln sich schließlich in spitzenartige, mit Querfalten versehene Anhänge, in deren Höhlungen die oben genannten Zellen einwandern, welche hauptsächlich zur Bildung der Muskeln dieser Anhänge dienen. Schließlich treten diese Anhänge allmählich heraus, und später bilden sich aus ihnen die Beine der Puppe und dann die des ausgebildeten Insektes.“

Die jüngste von mir aufgefundene Extremitätenanlage gehört einer parasitären Larve an, die etwa der Taf. III Fig. 13, der Nassonovschen Arbeit entspricht. Sie stimmt also dem Alter nach mit den ersten Nassonovs überein. In Taf. V, Fig. 1 ist diese Anlage wiedergegeben. Es ist eine mesothorakale, rechte Beinanlage einer etwa 1 mm großen Larve, auf dem Querschnitt

getroffen. Die Figur ist so orientiert, daß die Körperoberfläche nach oben gekehrt ist. Man erkennt eine, von der Fläche gesehen, kreisrunde Hypodermisverdickung, die vollständig frei zutage liegt. In der Mitte kann man mehrere Reihen von Kernen übereinander zählen, während die Ränder der Anlage allmählich in die einschichtige Hypodermis übergehen. Nach der Basis zu stehen die Kerne dicht gedrängt, während peripher ein kernfreier Plasmaraum verbleibt. Die Plasmabezirke der einzelnen Zellen sind nur schwach gegeneinander abgesetzt. Die Zellen der Anlage unterscheiden sich von denen der Hypodermis nur wenig: die Färbungsintensität ist ungefähr die gleiche, die Kerne der imaginalen Anlage sind eiförmig, und die Zellen langgestreckt, angenähert senkrecht zur Körperoberfläche orientiert, während die Kerne der Hypodermis mehr kugelig und ihre Zellen fast isodiametrisch sind. (Taf. V, Fig. 1 *hyp.*) Der Übergang von den Zellen der einen Art zu denen der anderen ist ganz allmählich. An die Anlage herantretende Tracheen oder Nerven sind nicht nachweisbar, so daß diese als Anlaß für deren Bildung nicht in Anspruch genommen werden dürfen. Dem Grunde der Beinanlage zieht sich eine sehr dünne, hyaline Basalmembran entlang, die den Abschluß der Hypodermis samt ihrer Verdickung nach dem Körperinnern bildet. Außen ist die Hypodermis von einer Chitinhülle überzogen, die sich auch der Beinanlage eng anschmiegt. Sie ist so dünn und zart, daß diese Larven bei einer unsanften Berührung sofort platzen und man deshalb beim Präparieren, Färben usw. mit der größten Vorsicht verfahren muß.

Die Hypodermis ist auf diesem Stadium vollständig kahl. Es fehlen also Haare und Tastborsten, wie sie z. B. von den Stratiomyden beschrieben worden sind.

Obgleich das Stadium der Taf. V, Fig. 1 nicht als die allerjüngste Anlage angesehen werden darf, ist es doch zweifellos, daß die ganze Imaginalscheibe ausschließlich hypodermaler, also ektodermaler Herkunft ist. Noch frühere Stadien habe ich nicht auffinden können, weil die Aufsuchung der ersten Anlage sehr große Schwierigkeiten bietet, da weder Haare noch Tracheen oder Nerven die Örtlichkeit ihrer Entstehung kennzeichnen. Da ferner in Taf. V, Fig. 1 die Zellen der Verdickung denen der übrigen Hypodermis sehr stark gleichen und ganz allmählich in sie übergehen, so glaube ich, daß die Urimaginalzellen sich von vornherein wahrscheinlich gar nicht äußerlich von den Hypodermiszellen unterscheiden, daß sie also auch nicht als solche auf den frühesten

Entwicklungsstufen erkannt werden können, im Gegensatz zu den Stratiomyden, wo sich die ganze Extremität auf eine einzige Imaginalscheibenmutterzelle zurückführen läßt (JUSBASCHJANZ [1910]).

Dicht an die Imaginalscheibe schließen sich nach innen einzelne Mesenchymzellen (Taf. V, Fig. 1 *mz*) an, die sich teilweise als Pfropf gegen die Anlage vordrängen. Die Basalmembran ist an dieser Stelle nicht mehr nachweisbar, sei es, daß sie von den vordringenden Zellen aufgelöst wird, sei es, daß sie durch die Vorwölbung stark gedehnt oder zerrissen wird und deshalb sich der Beobachtung entzieht.

Die Mesodermzellen sind von den ektodermalen leicht zu unterscheiden. Denn sie sind ungefähr kubisch und besitzen schwächer färbbare, kugelige Kerne und ziemlich gut erkennbare Zellgrenzen. Auch sind alle Übergänge vorhanden von den mesenchymalen Wanderzellen bis zu jenen, die sich schon aneinander gereiht und dem Ektoderm angelagert haben. Diese Zellen stellen ein fremdes Element in der rein ektodermalen Imaginalscheibe dar. Das zeigt sich auch schon daran, daß sie sich leicht beim Fixieren von der Hypodermis abheben (Taf. V, Fig. 1).

Im weiteren Verlauf der Entwicklung nimmt die Konkavität der inneren Begrenzungsfläche, die schon auf Taf. V, Fig. 1 schwach ausgeprägt ist, stetig zu. Gleichzeitig damit machen sich jetzt auch die ersten Anfänge der Peripodalraumbildung bemerkbar. Da diese prinzipiell auf dieselbe Weise verläuft bei allen Extremitätenanlagen, so können zu ihrer Veranschaulichung auch die entsprechenden Bilder von den Schwinger- und Flügelimaginalscheiben (Taf. V, Fig. 2 und 3) herangezogen werden, insoweit, als die Abbildungen von Beinanlagen hierzu nicht ausreichen. Man sieht auf den Schnitten, die in Taf. V, Fig. 2 und 3 wiedergegeben sind, von den Rändern der Anlage her sich keilförmige, helle Höfe bilden, deren Spitzen nach innen gerichtet sind (Taf. V, Fig. 2 und 3 *vpr* und *dpr*). Stellt man sich die Anlage körperlich vor, so wird der keilförmige Streifen zu einem Ring, der, von innen nach außen sich verbreiternd, die ganze Hypodermisverdickung umschließt. Diese helle Zone ist wahrscheinlich durch ein Zurückweichen der Kerne entstanden. Sie ist zunächst noch solid. Die umliegenden Kerne beginnen bereits, sich senkrecht zur Oberfläche des Kegelmantels einzustellen. Die Chitinmembran ist dicker geworden, liegt beim lebenden Tier der

Anlage dicht auf, und hebt sich erst beim Fixieren ab. Schließlich (Taf. V, Fig. 4) sinkt der helle Hof ein, es entsteht eine enge Falte, in die schon eine dünne Cuticula abgeschieden wird, welche mit der übrigen Chitinbedeckung zusammenhängt. Die innere Wand (Taf. V, Fig. 4*i*) stellt die äußere seitliche Begrenzung der imaginalen Beinanlage dar, während die äußere Wand (Taf. V, Fig. 4*a*) des Spaltraums zu der der Beinanlage zugekehrten Begrenzungsfläche der späteren Peripodalmembran wird.

Im folgenden möchte ich in der speziellen Darstellung der Entwicklung der Beine fortfahren. Das nächste abgebildete Stadium (Taf. V, Fig. 4) zeigt, daß sich die Kerne gegenüber Taf. V, Fig. 1 vermehrt haben und daß die ganze Anlage gewachsen ist. Dieses Wachstum spricht sich namentlich in einer Vergrößerung des Extremitätenlumens aus, in dem sich die mesodermalen Wanderzellen auszubreiten beginnen. Jeder Zelle ist aber noch mit Sicherheit ihre Herkunft anzusehen. Die Achse des Lumens steht ungefähr senkrecht zur Körperlängsachse, was auf diesem Stadium noch für alle thorakalen Imaginalscheiben gilt. Der weitere Entwicklungsgang der Beinanlage ist dadurch charakterisiert, daß sie sich immer mehr in die Länge dehnt (Taf. V, Fig. 5 und 6), während sie gleichzeitig unter das Niveau der Hypodermis versenkt wird. Es hat den Anschein, als ob die auf diesen Stadien stark wachsende Peripodalmembran (Taf. V, Fig. 6) die ganze Anlage mit sich in die Tiefe zöge. Auf dem Stadium von Taf. V, Fig. 6 zeigt die Beinanlage am Rande Einkerbungen, die das Bein in einzelne Abschnitte zerlegen. Ihre Umbildung zu den späteren Beingliedern habe ich indes nicht weiter verfolgt.

Die Zellen des Mesenchyms sind sehr zahlreich geworden, so daß sie das ganze Extremitätenlumen erfüllen. Einige fangen auch schon an sich zu strecken und leiten dadurch die Umwandlung zu Muskeln ein. Kernteilungen konnten im Mesoderm nicht gefunden werden, so wenig wie im ektodermalen Teile der Beinanlage. Aber trotzdem findet die Vermehrung des Mesoderms wahrscheinlich nicht ausschließlich durch Zelleinwanderung statt, sondern auch durch Zellteilung der früher eingewanderten mesenchymalen Wanderzellen.

Damit möchte ich die Schilderungen der Entstehung der Beinanlagen abschließen, und übergehen zu der Entwicklung der dorsalen thorakalen Anhänge, soweit sie sich von derjenigen der Beine unterscheidet.

Auch NASSONOV hat ihre Entstehung verfolgt: „Die Flügelanlagen treten etwas später auf in Form zweier Falten, die vom Dorsalteil auf den Seiten des Körpers, dort, wo die Stigmen liegen, ausgehen. Diese Flügelanlagen gehen tief in den Körper hinein und sind deshalb von außen wie mit einer Hautfalte bedeckt, durch welche ein vom Stigma abzweigender Tracheenstamm geht. Diese Falte atrophiert später und die Flügel gelangen nach außen. Die kolbenartigen Dorsalanhänge des Mesothorax entstehen so wie die Flügel in der Form von Falten, welche vom Dorsalteil auf den Seiten des Körpers ausgehen, aber sie liegen nach außen unter dem Chitin und sind von keiner Hautfalte bedeckt. Die Thoraxwand der Puppe und später die des erwachsenen Männchens bildet sich unmittelbar aus den Thoraxwänden der Larve und dabei atrophieren die Falten, welche infolge des Auftretens der Anhänge entstehen, oder besser gesagt, sie werden zusammengezogen.“

Meine eigenen Untersuchungen erweitern NASSONOVS Angaben und bestätigen sie auch im allgemeinen, während sie in einigen Einzelheiten von ihnen abweichen.

Die frühesten Stadien der dorsalen, thorakalen Anhänge (Taf. V, Fig. 2 und 3) zeichnen sich im Gegensatz zu den Beinanlagen durch ihre flächenhafte Ausbreitung aus. Zwar sind die dorsalen Anlagen, absolut genommen, etwas dicker als die ventralen, die Kerne sind hier 8—10 reihig übereinander angeordnet gegenüber 4—5 Reihen bei den Beinanlagen. Betrachtet man aber das Verhältnis der Länge zur Dicke auf einem medianen Schnitt, so ergibt sich die Richtigkeit der obigen Behauptung. Auffallender noch als diese Größenunterschiede ist die bedeutend flachere Wölbung bei Schwinger- und Flügelanlagen im Vergleich zu derjenigen der Beine. Einen weiteren Unterschied bildet die etwas spätere Einsenkung des Extremitätenlumens, die fast gleichzeitig mit der des Peripodalraumes vor sich geht. Auch bemerkt man an der Innenfläche der dorsalen Anlagen nur wenige Mesodermzellen. Dagegen spannt sich weiter außen über die konkave Schwingeranlage bald ein zusammenhängender Mesenchymstrang, ein späterer Schwingermuskel (Taf. V, Fig. 2 *mz*). Des weiteren nimmt die Entwicklung den Verlauf, daß Flügel- und Schwingeranlage in die Länge wachsen, das Lumen aber, im Gegensatz zu den Beinanlagen, klein bleibt und mit wenig Mesenchym ausgefüllt ist (Taf. V, Fig. 7 und 8 *mz*). Dieses ist nur einschichtig; aber früher als bei den ventralen thorakalen Extremitäten treten

Tracheen mit ihm in Verbindung. In die ventrale Peripodalmembran sieht man einen kräftigen Tracheenast hereinwachsen, und den Raum zwischen ihren beiden Lamellen einnehmen. Die Peripodalmembran selbst ist sehr gut und zunächst noch vollkommen symmetrisch ausgebildet, und schließt einen großen Peripodalraum ein (Taf. V, Fig. 7 *pm*).

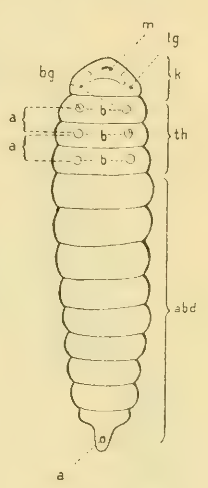
Im folgenden bleibt bei der Schwingeranlage der hintere Teil, beim Flügel der vordere Teil der Peripodalmembran auf dem Stadium von Taf. V, Fig. 7 oder 8 stehen, während ihre vorderen (*vpm*, Textfig. 2) resp. hinteren (*hpm*, Textfig. 2) Partien um so kräftiger auswachsen. Diese asymmetrisch ausgebildeten Peripodalmembranen bedecken indes die thorakalen Anlagen vollkommen (Textfig. 2, p. 106). Es ist also nicht richtig, wenn NASSONOV sagt, die Schwingeranlage sei „von keiner Hautfalte bedeckt". Denn die Peripodalraumbildung ist bei den thorakalen Anlagen gleichmäßig gut. Ja, er selbst bildet sogar ein Stück davon ab in Taf. I (III), Fig. 25 auf der rechten Seite seines mesothorakalen Querschnitts.

Durch diese Darstellung sind zugleich die Schwinger als den Vorderflügeln der übrigen Insekten homologe Organe nachgewiesen. Sie stellen sich aber nicht einfach dar als rudimentäre Vorderflügel, als durch Hemmungsvorgänge auf niederer Entwicklungsstufe zurückgehaltene Gebilde, sondern als Organe, deren Entwicklung, ihrer späteren veränderten Funktion entsprechend, von derjenigen des Vorderflügels von einem gewissen Stadium aus divergiert. Die Schwingeranlage bleibt nämlich ungefähr auf der Entwicklungsstufe von Taf. I, Fig. 7 im Längen- und Flächenwachstum hinter der Flügelanlage zurück. Sie nähert sich einer mehr zylindrischen Form, während die Flügelanlage sich in die Fläche ausdehnt und sich bald häufig faltet. Schließlich möchte ich noch erwähnen, daß ich auf keinem Entwicklungsstadium im Schwinger Gebilde wahrnehmen konnte, welche sich mit den bei Coleopteren vorkommenden „Chitinsäulen" vergleichen ließen.

Es ist nun noch die relative Lage und Größe der verschiedenen Imaginalscheiben am Thorax zu betrachten, wobei ich diese Ausführungen auch auf die Kopfextremitäten ausdehnen möchte. Diese letzteren können kurz behandelt werden, weil für die Art ihrer frühen Entwicklung genau dasselbe gilt, was bei den Beinanlagen ausführlich dargestellt wurde.

In jugendlichen Larven sind die Thorakalsegmente (Textfig. 1) ungefähr alle gleich groß. Infolgedessen ist auch der Abstand je

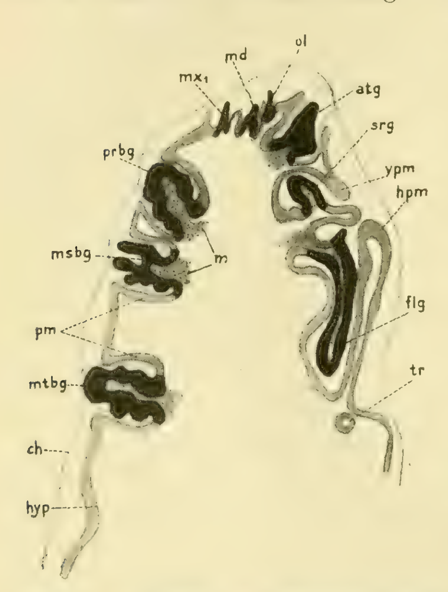
zweier ventraler Imaginalscheibenpaare voneinander für je zwei Segmente gleich (*a*, Textfig. 1). Aber auch die Entfernung der einzelnen Beinanlagen voneinander in einem Segment ist für alle drei Segmente angenähert dieselbe (*b*, Textfig. 1). Bei der Imago und schon bei alten Larven hat sich das wesentlich geändert. Denn allmählich rücken die Beinanlagen im Pro- und Mesothorax nach seitwärts auseinander und durch eine starke Streckung des Metathorax werden die Beinanlagen dieses Segments von denen der übrigen Thorakalsegmente stark abgerückt (Textfig. 2). Diese Figur (Textfig. 2) stellt einen Sagittalabschnitt durch eine unmittelbar vor der Verpuppung stehende Larve dar. Die Abbildung ist schematisiert, insofern mehr eingezeichnet ist, als auf einem Schnitt getroffen werden kann. Es wurden dabei immer die medianen Schnitte durch die einzelnen Teile kombiniert. Aber sie wurden mit dem ABBÉschen Zeichenapparat eingetragen, so daß deren Größe und Form durchaus der Wirklichkeit entspricht. Die Figur zeigt, daß sich die Beinanlagen, namentlich die prothorakalen, während der Metamorphose zur Längsachse des Körpers neigen, und zwar nach vorn, während sie auf den jüngeren Stadien dazu senkrecht stehen. Auch zeigen die Beinanlagen schon deutlich die Gliederung, aus der später die einzelnen Beinabschnitte hervorgehen.



Textfig. 1. Männliche Larve in der Aufsicht auf die Ventralseite. (Nach NASSONOV.) *m* Mundöffnung; *lg* Larvenocellus; *bg* Imaginalscheiben der Beine; *a* After; *k* Kopf; *th* Thorax; *abd* Abdomen.

Die Flügelanlage wird durch die Streckung des Metathorax nicht mit nach hinten verlagert, sondern bleibt im vorderen Teil des Segments liegen, so daß sie später ziemlich weit nach vorn gerückt erscheint, und ungefähr in die Höhe der mesothorakalen Beinanlage zu liegen kommt (Textfig. 2). Auch die Schwingeranlage ruft den Eindruck hervor, nach vorn verschoben worden zu sein. Sie ist in der Höhe der prothorakalen Beinanlage anzutreffen. Schwinger- und Flügelanlage liegen ungefähr in einer Ebene, aber in entgegengesetzter Richtung, und parallel zur Körperoberfläche ausgebreitet. Nur auf diese Weise ist eine sehr weitgehende Entwicklung in der Peripodaltasche möglich. Der Sagittalschnitt von Textfigur 2 gibt uns auch Aufschluß über die Kopfimaginalscheiben. Unter ihnen fällt besonders die große dorsale.

distal noch ungeteilte Antennenanlage mit ihrem gut ausgebildeten Peripodalraum auf. Diese größte Extremitätenanlage des Kopfes wird bereits von vornherein an derjenigen Stelle des Kopfes angelegt, an der die ausgebildeten Antennen am fertigen Tier zu suchen sind. Es sind also ausgesprochen dorsale Hypodermisderivate. Es ist das aber eine bloß scheinbare Ausnahme jener Tatsache, die WEISMANN ihre Entdeckung verdankt, daß nämlich die Antennenanlagen ventrale Gebilde sind. Denn die embryonal beschriebenen Anlagen nehmen eine typisch ventrale Lage ein. Ich verweise auf die Abbildung, die CH. TH. BRUES von einem Xenosembryo gibt. Ein weiterer Unterschied zwischen postembryonalen und embryonalen Antennen ist der, daß die ersteren die größten Anlagen am Kopfe darstellen, während die letzteren als die kleinsten Anlagen sogar von denen der Mandibeln und Maxillen an Volumen weit übertroffen werden.



Textfig. 2. Idealer Sagittalschnitt durch eine ausgewachsene Larve. *atg* Antennenanlage; *ch* Chitincuticula; *flg* Flügelanlage; *hyp* Hypodermis; *m* Mesoderm der Extremitäten; *md* Mandibel; *prbg* Prothorakale Beinanlage; *msbg* Mesothorakale Beinanlage; *mtbg* Metathorakale Beinanlage; mx_1 erste Maxille; *ol* Oberlippe; *pm* Peripodalmembran; *vpm* vorderer Teil der Peripodalmembran des Schwingers; *hpm* hinterer Teil der Peripodalmembran des Flügels; *srg* Schwingeranlage; *tr* Trachee.

An die Antenne schließt sich ventral eine Hautfalte an (*ol*, Textfig. 2), die wahrscheinlich als Anlage einer rudimentären Oberlippe zu deuten ist. Auf sie folgen die Mandibeln und ersten Maxillen. Anlagen von zweiten Maxillen konnten nicht aufgefunden werden. Ebensowenig waren Verdickungen, die dem späteren Mundkegel entsprechen könnten, auf diesen Stadien nachweisbar. Dieser wird offenbar erst später angelegt, was mit seiner sekundären Erwerbung in Zusammenhang gebracht werden kann.

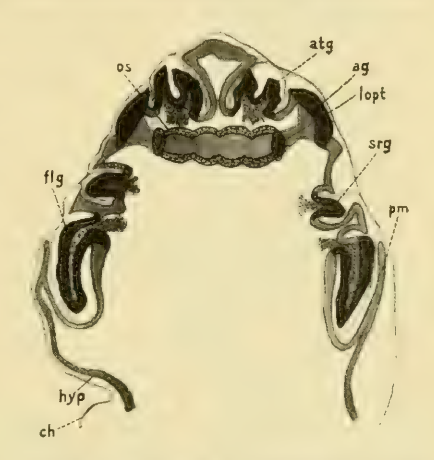
Ein dorsaler Frontalschnitt durch eine junge Puppe (Textfig. 3) zeigt zunächst, daß die laterale Achse größer ist als die dorsoventrale, da beide Längsschnittsschemata bei derselben Vergröße-

rung mit dem Zeichenapparat entworfen worden sind. Allerdings ist Textfig. 3 nach einem etwas älteren Individuum gezeichnet als Textfig. 2. Aber die Altersdifferenz ist zu gering, um damit jenen Größenunterschied erklären zu können. Man bemerkt ferner die Antennen, die hier schon vorn zweigespalten sind (*atg*, Textfig. 3). Weiter rückwärts sind die großen, durch die Lobi optici mit dem Gehirn verbundenen Komplexaugen zu sehen und endlich die Schwinger- und Flügelanlagen.

An diese speziellen Ausführungen möchte ich einige allgemeine Bemerkungen knüpfen, und zwar zuerst über

die Herkunft des Mesoderms in den Extremitäten.

Es handelt sich hierbei um die Entscheidung der Frage: Rührt das Mesoderm von aus Ektoderm abgespaltenen Zellen her oder von den sog. „mesodermalen Wanderzellen“? Eine ausführliche Diskussion dieser Frage findet sich bei Krüger (1898) und namentlich bei S. Jusbaschjanz (1910). Während Krüger durch Ganin den Beweis erbracht glaubt, daß das Mesoderm der Extremitäten durch Delamination vom Ektoderm entsteht, schließt sich Jusbaschjanz keiner Ansicht an, sondern läßt die Frage offen. Doch scheint er mehr der Ansicht von Kowalevsky, Karawaiew u. a. zuzuneigen, daß nämlich das Mesoderm auf mesenchymale Wanderzellen zurückzuführen ist, wozu er auf Grund seiner Abbildungen wohl berechtigt ist. Meine eigenen Untersuchungen haben mich ebenfalls zu dem Resultat gelangen lassen, daß das Mesoderm der Extremitäten von mesenchymalen Wanderzellen herrührt. Denn man sieht, wie ich schon gezeigt habe, daß sich zunächst mesenchymale Elemente den Imaginalscheiben der Extremitäten anlagern, Zellen, die sich durch nichts von den mesenchymalen Wanderzellen unterscheiden, und zu ihnen alle Übergänge zeigen, von den Ektodermzellen aber durch Ge-



Textfig. 3. Idealer Frontalschnitt durch ein nur wenig älteres Tier als das in Textfig. 1. *ag* Hypodermale Anlage des Komplexauges; *atg* Antennenanlage; *ch* Chitincuticula; *flg* Flügelanlage; *os* Oberschlundganglion; *lopt* Lobus opticus; *pm* Peripodalmembran; *srg* Schwingeranlage; *hyp* Hypodermis.

stalt und Färbung sich deutlich abheben. Indem nun diese sich vermehren und differenzieren, bilden sie eben jene Gewebe, die wir später in den Anlagen antreffen.

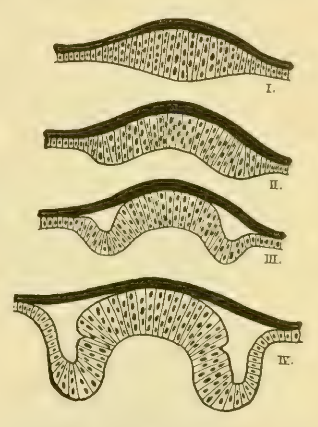
Fettzellen, Körnchenkugeln oder die sog. SEMPERschen Bildungszellen, die bei anderen Insekten als Stoffträger fungieren und später wieder zu Blutzellen umgewandelt werden sollen, konnten nicht beobachtet werden. Es hängt das vielleicht damit zusammen, daß die Oberfläche der parasitären Larve von der nahrhaften Leibesflüssigkeit der Wespe umspült wird, und daß die hypodermalen Zellen der Larve die Befähigung haben, sich diese auf diosmotischem Wege nutzbar zu machen.

Auf einen Punkt möchte ich noch eingehen, der zu falschen Vorstellungen Anlaß geben kann. Bei der Betrachtung von Taf. V, Fig. 1 könnte man vielleicht glauben, das Mesoderm sei der Anlaß zu der Ausstülpung der Extremität, indem der Mesodermpfropf die ganze Anlage vor sich her schiebt. Dem widersprechen indes die Taf. V, Fig. 2 und 3, die Bilder von Schwinger- und Flügelanlagen. Denn hier sind mesodermale Elemente auf jungen Stadien nur sehr wenig beteiligt. Sie treten erst später auf, nachdem der Ausstülpungsprozeß bereits im Gang ist. Ich bin vielmehr der Ansicht, daß die Vorwölbung in den Zellen selbst ihre Ursache hat, und daß sie wahrscheinlich so zustande kommt, wie das S. JUSBASCHJANZ für die Stratiomyden beschrieben hat. Hier sollen nämlich die basalgehäuften Kerne und die dort zusammengedrängten Zellen durch starke Vermehrung die Hervorwölbung der Extremitätenanlagen, ihr Lumen, zustande bringen.

Endlich möchte ich die mit der Entstehung der Extremität in engem Zusammenhang stehende Peripodalraumbildung von einem etwas allgemeineren Gesichtspunkt aus betrachten, da sie bei unserem Objekt sehr eigenartig verläuft. Zunächst fällt auf, daß die Anfänge der Peripodalraumbildung relativ spät einsetzen. Denn bei vielen von anderen Insekten beschriebenen Anlagen entsteht zuerst der Peripodalraum, der eine tiefe Einstülpung erfährt, auf deren Grund sich dann erst die eigentliche Imaginalscheibe erhebt (z. B. Eristalis tenax). Einen anderen Typus finden wir bei der Imaginalscheibe von Stratiomys (JUSBASCHJANZ [1910], p. 690 ff.). Hier sehen wir die imaginale Zellmasse sich eine Zeit lang längs der Basalmembran ausbreiten. Sie ist zunächst vollständig eben ausgespannt. Dann aber biegt der Rand der imaginalen Zellmasse nach außen um, wuchert nach oben, und bildet auf diese Weise einen Umschlagsrand über die

Scheibe, die erst jetzt das Extremitätenlumen zu bilden beginnt. Infolgedessen ist die Anlage bei den Stratiomyden alsbald unter die Hypodermis versenkt, während bei Xenos Rossii dieser Prozeß erst spät einsetzt. Der Peripodalraum ist also auch keine primäre Einstülpung, in der nachträglich die Extremitätenanlage entsteht, wie NASSONOV glaubt, sondern eine sekundäre ringförmige Einsenkung um die schon vorhandene Imaginalscheibe (Textfig. 4). Es gehört demnach die Peripodalraumbildung der Imaginalscheiben von Xenos Rossii dem „sekundären Typus" an nach der von S. JUSBASCHJANZ gewählten Bezeichnung.

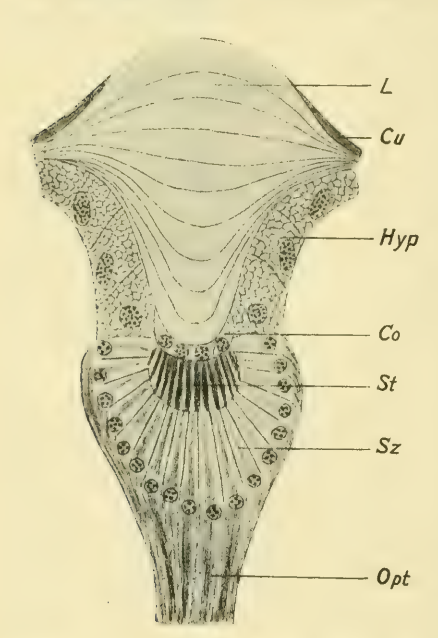
Auf Grund der Imaginalscheibenbildung einer Insektengruppe können bekanntlich keine Schlüsse gezogen werden auf deren phylogenetische Stellung. Denn sowohl das zeitliche Auftreten wie die Morphologie der Imaginalscheiben, insbesondere der Flügel, zeigen ein inkonstantes Verhalten innerhalb der einzelnen Insektenordnungen, während andererseits ihre Entwicklung bei verschiedenen Insektenordnungen ähnlich verläuft. Nur so viel kann gesagt werden, daß der bei den Strepsipteren sich vorfindende Typus der Imaginalscheibenbildung als ein ursprünglicher aufgefaßt werden kann, insofern, als die Bildung des Peripodalraumes relativ spät einsetzt und nur geringen Umfang erreicht. Denn es legt sich hier zunächst das Extremitätenlumen an, während sich der Peripodalraum erst im Anschluß hieran entwickelt und nur so weit, daß die Extremität gerade unter die Körperoberfläche versenkt wird. Bei den meisten anderen holometabolen Insekten entsteht zuerst die Peripodalmembran, und erst sekundär, oft tief unter die Körperoberfläche versenkt, die Imaginalscheibe. Indes ist es, aus den oben angeführten Gründen, nicht gestattet, hieraus allein den Schluß zu ziehen, daß die Strepsipteren eine alte Insektengruppe darstellen, die z. T. ursprüngliche Merkmale bewahrt hat.



Textfig. 4. Entwicklungsschema einer Extremitäten-(Bein-)Anlage. *I.* Hypodermisverdickung, entspricht etwa Fig. 1; *II.* Bildung des Extremitätenlumens, entspricht etwa Fig. 2; *III.* Bildung des Peripodalraums, entspricht etwa Fig. 4; *IV.* Bildung der Beinabschnitte, entspricht etwa Fig. 5.

II. Die Entwicklung der ozellären Komplexaugen.

Die ozellären Komplexaugen, die zum ersten Male von K. Strohm (1910) genauer beschrieben und von ihm auch richtig gedeutet und benannt wurden, sitzen auf beiden Seiten des Kopfes der männlichen Imago. Sie bestehen aus etwa 50 Einzelaugen, die, nach der Nomenklatur Hesses, dem Typus der anaxonischen Augen ohne Inversion der Retina und ohne Kristallkegel zuzuzählen sind (Textfig. 5). K. Strohm beschreibt sie folgendermaßen: „Diese Einzelelemente stehen ziemlich dicht gedrängt, und in den sie trennenden Zwischenräumen sind gröbere Haare bemerkbar. Die einzelnen Linsen sind ungewöhnlich groß, sehr deutlich geschichtet und von charakteristischer Zapfenform. An jeden dioptrischen Apparat schließt sich seitlich die dichtpigmentierte, aus großen Zellen sich zusammensetzende Hypodermis an, indem sie die Linse in einen augenscheinlich gut isolierenden Pigmentmantel einhüllt (Textfig. 5). Die korneagene Schicht stellt eine nur niedere Zellage dar. Sie stülpt sich über das proximale Ende der Linse in Form einer kleinen Kappe . . . Die Retina jedes Einzelauges setzt sich aus etwa 50—55 schlanken Zellen zusammen, die in ihrem basalen Ende große, ovale Kerne enthalten und nach vorn in die Stäbchen übergehen. Letztere sind röhrenförmige Gebilde von polygonalem, meist sechseckigem Querschnitt . . . Jede Zelle gibt hinten einen Nervenfortsatz ab.“



Textfig. 5. Medianschnitt durch ein Einzelauge von Xenos Rossii. *L* Linse; *Cu* Cuticula; *Hyp* Hypodermis; *Co* corneagene Schicht; *St* „Stäbchen“; *Sz* Sehzellen; *Opt* Opticus. (Strohm 1910.)

Die Bildung dieser imaginalen Augen setzt etwas später ein als die der thorakalen Imaginalscheiben. Dieses Verhalten steht mit der früher erwähnten Beobachtung in Einklang, wonach all-

gemein die Imaginalscheiben des Kopfes erst einige Zeit nach jenen des Thorax sich anzulegen beginnen.

Der Entstehung der Komplexaugen geht die Loslösung des Larvenauges aus der Hypodermis voran. Leider war es mir mangels an springenden Larven nicht möglich, dieses Sinnesorgan in jenem Zeitpunkt zu untersuchen, wo es noch als lichtrezipierender Apparat funktioniert. Denn die jungen parasitären Larven, und an diesen begann ich erst meine Untersuchungen, zeigen bereits den typischen Auswanderungsprozeß des larvalen Auges, wie er auch von H. JOHANSEN (1893) für Vanessa urticae beschrieben worden ist. Taf. VI, Fig. 9 veranschaulicht diesen Loslösungsprozeß des Larvenauges aus der Hypodermis. In ihr entsteht dadurch keine Lücke, sondern ihre Zellen schließen sich dicht über dem auswandernden Auge zusammen. Dieses ist von einem etwa eiförmigen Zellhaufen gebildet, dessen Spitze distalwärts gekehrt ist. Der nervöse proximale Fortsatz ist auf Taf. VI, Fig. 9 nicht zu sehen, da das Auge tangential angeschnitten ist. Ebenso ist von dem schwarzen grobkörnigen Pigment, das die einzelnen Zellen des Auges enthalten, nichts eingezeichnet; denn die Abbildung wurde nach einem entpigmentierten Präparat verfertigt.

Beides, Sehnerv und Pigment, ist dagegen gut zu erkennen auf Taf. VII, Fig. 21*a*, 22, 23. Diese Bilder zeigen ferner, wie das Larvenauge immer mehr in die Tiefe sinkt, und schließlich kaudalwärts von den Subretinalfasern des Lobus opticus zu liegen kommt. Der Larvenozellus stellt auf diesen späten Stadien einen von einer bindegewebigen Hülle umschlossenen, oblongen Körper dar mit einer nach dem Körperinnern ausgezogenen Spitze, seiner nervösen Verbindung mit dem Oberschlundganglion.

Wenn dieses Stadium noch zur morphologischen Beurteilung des larvalen Auges herangezogen werden darf, dann stellt es eines jener primitivsten Sehorgane dar, wie sie in ähnlich einfacher Ausgestaltung von HESSE (1901) für Dipteren (Xironomus, Ceratopogon) beschrieben worden sind.

Etwas dorsal und oral von der Loslösungsstelle des larvalen Auges beginnen sich die imaginalen Augen zu bilden. Da sie somit schon an jener Stelle des Kopfes angelegt werden, wo sie bei der Imago anzutreffen sind, nämlich auf den Seiten des Kopfes, konnte die ganze Entwicklung auf Querschnitten verfolgt werden. In den älteren Stadien, wo eine Orientierung der Ob-

jekte beim Schneiden leichter möglich ist, wurden auch Frontalschnitte herangezogen.

Zunächst soll nur auf den epithelialen Anteil der Augenanlage eingegangen werden.

Die Zellelemente der Hypodermis sind auch im Kopf dicht gedrängt (Taf. VII, Fig. 21a). Die prismatischen Zellen sind einschichtig, ihre Kerne aber mehrzeilig angeordnet, so daß die Hypodermis mehrschichtig erscheint (Taf. VI, Fig. 9, 10, Taf. VII, Fig. 21). Nur recht dünne Schnitte (5 μ) geben hierüber sicheren Aufschluß.

An jener Stelle, an der später die Augenanlage sichtbar wird, bemerkt man in der Hypodermis Kernteilungen (Taf. VII, Fig. 21a, *ktl*). Die Kernspindeln stehen allerdings nicht parallel zur Körperoberfläche, sondern senkrecht oder schräg dazu. Das widerspricht indes der Annahme einer Einschichtigkeit der Hypodermis nicht. Denn die neuen Zellen zwängen sich zwischen die alten ein, und suchen sich ihnen parallel zu stellen. Zellgrenzen sind nur schwach angedeutet. Doch scheint auch die Färbung nicht besonders geeignet zu sein, diese sichtbar zu machen.

Auf dem Stadium von Taf. VII, Fig. 21 und 21a bemerkt man auch das aus den Hemisphären hervorwachsende Ganglion opticum, dessen keulenförmig verdicktes Ende an die Hypodermis stößt.

Ob dadurch auf die betreffenden Hypodermispartien etwa ein Berührungsreiz ausgeübt wird, welcher die dort stattfindenden Zellteilungen als Reaktion hervorruft, oder ob beide Vorgänge unabhängig voneinander verlaufen, kann ich nicht entscheiden.

Nach der Vermehrung macht sich allmählich eine Umgestaltung der Zellelemente der Hypodermis geltend, die zunächst zu einer deutlichen einschichtigen Anordnung führt. So sieht man auf Taf. VI, Fig. 10 die Zellen parallel zueinander und senkrecht zur Körperoberfläche orientiert. Sie sind langgestreckt, ähnlich den Imaginalscheibenzellen der Extremitäten.

Mit dieser Ordnung in einschichtiger Lage geht Hand in Hand die Differenzierung, die gleichfalls in Taf. VI, Fig. 10 ihre ersten Anfänge zeigt. Es lassen sich nämlich einzelne Gruppen von Hypodermiszellen erkennen, die sich von den übrigen durch geringere Färbbarkeit und eigenartige Form unterscheiden. In Taf. VI, Fig. 10 ist eine Gruppe solcher Zellen abgebildet (*oclg*). Ihr Körper erreicht ungefähr im ersten Drittel seiner Höhe, wo auch jeweils der Kern liegt, die größte Breite, und verjüngt sich

von hier aus nach beiden Enden, besonders stark in proximaler Richtung. Gleichzeitig beginnen sich die Spitzen der peripheren Zellen nach jenen der zentralen Zellen zu neigen. Proximalwärts werden die Zellen von der Basalmembran begrenzt, die indes, wie schon erwähnt, sehr schwach zu erkennen ist. Von Pigment ist auf diesem Stadium in der Hypodermis noch keine Spur zu sehen. Dies tritt erst später auf.

Die beschriebenen Zellgruppen verändern sich nun rasch soweit, daß man in ihnen die Retinaschicht des späteren Einzelauges zu erkennen imstande ist (Taf. VI, Fig. 11 *sz*). Die einzelnen Zellen jener Zellhaufen nehmen nämlich an Länge zu, und ihre Kerne ordnen sich auf einer Kugelfläche an. Diese eigentümliche Gruppierung rührt daher, daß die peripheren Zellen sich nach den zentralen hin zu krümmen fortfahren, und daß die mittleren Zellen etwas in die Tiefe sinken. Dadurch nähert sich die ganze Zellgruppe der Kugelgestalt. Die proximalen Enden der Retinazellen wachsen in einen Nervenfortsatz aus, der durch die Basalmembran sich fortsetzend in die subretinale Nervenbündelschicht des Lobus opticus hineinzieht. Am distalen Ende ist das Protoplasma vakuolär geworden: es scheinen hier Ausscheidungen stattzufinden, Umwandlungen chemischer Natur, was aus der gegen früher verschiedenen, nämlich geringeren Färbbarkeit geschlossen werden kann. Die distalen Vakuolen fließen alsdann zu einer großen zusammen (Taf. VI, Fig. 12 *vk*). Da gleichzeitig die Sehzellen gegen das distale Ende immer heller und heller werden, so gehen sie zunächst allmählich in die erwähnte vakuolige Partie über. Erst mit der Zeit gewinnt der distale helle Raum schärfere Begrenzung (Taf. VI, Fig. 13). An seinem proximalen Rande erkennt man um jene Zeit sich mit Eisenhämatoxylin dunkel färbende Körnchen, die auf seiner konkaven Innenfläche angeordnet sind (Taf. VI, Fig. 13 *st*). Man hat darin zweifellos den Beginn der Stiftchensaumbildung zu erkennen. Denn man bemerkt in den folgenden Stadien, wie von ihnen ausgehend sich die Stäbchen in dem hellen Feld zu differenzieren beginnen. Schließlich zeigt sich das ganze helle Feld, dessen Inhalt vorher homogen erschien, von parallelen Streifen durchsetzt, die von den distalen Zellenden nach außen ziehen und den Stiftchen des fertigen Auges vollständig entsprechen (Taf. VI, Fig. 17, 18 *st*). Während der Ausbildung selbst (Taf. VI, Fig. 14, 15, 16) sind die Stiftchen so undeutlich, daß sie oft, sogar bei stärksten Vergrößerungen schwer oder gar nicht erkannt werden können. Es scheint, daß sie in

dieser Zeit keine große Affinität zu den angewandten Farbstoffen besitzen. Mittlerweile haben die Retinazellen sich auch von den sie umgebenden undifferenzierten Hypodermiszellen. den späteren Stützzellen, abgehoben (Taf. VI, Fig. 12ff.). Ein heller, strukturloser Hof bildet die Grenze (Taf. VI, Fig. 12ff. *hh*). Die zentralen Sehzellen nehmen während der letzten Entwicklungsstadien (etwa von Taf. VI, Fig. 15 ab) nur noch an Größe zu, ohne dadurch ihre Form wesentlich zu verändern. Die Retina wird infolgedessen in ihrer Längsachse noch etwas vergrößert, und der ganze Ozellus geht von einer kugeligen in eine mehr ellipsoide Gestalt über. Die peripheren Sehzellen dagegen fahren in ihrer früher erwähnten Krümmung gegen die Augenachse fort, so daß die distalen Sehzellen in ihrem distalen Abschnitt schließlich eine zur Augenachse senkrechte Lage einnehmen (Taf. VI, Fig. 17, 18). Zu einem in der Mitte des hellen Feldes des Stiftchensaumes gelegenen Punkt nehmen somit die Retinazellen auf diesen letzten Stadien eine radiäre Anordnung an und sie unterscheiden sich nunmehr in Form und Anordnung durch nichts mehr von jenen der Imago. Die Stiftchen stehen alle parellel, biegen also von den peripheren Zellen fast rechtwinklig ab.

Es bleibt nur noch übrig, auf eine wichtige Inhaltsbereicherung der Retinazellen zurückzukommen, nämlich auf die Einlagerung von Pigment, die in jenem Entwicklungszustand einsetzt, wo die Retina ihre definitive Form fast erreicht hat Die Entstehung des Pigments veranschaulichen Taf. VI, Fig. 14, 15. Beide Bilder sind demselben Augenschnitt und derselben Kopfseite entnommen. In den Retinazellen von Taf. VI, Fig. 14 ist von einer Farbstoffeinlagerung noch nichts zu erkennen, während man in Taf. VI. Fig. 15 eine feine, hellbraune Granulation um die Kerne der Sehzellen herumgelagert findet, und zwar hauptsächlich distalwärts von ihnen. Diese Beobachtung stimmt weitgehend überein mit derjenigen, die Zavřel (1902) am Vespenstemma gemacht hat. Auf Grund dieser Bilder kommt man notwendig zu der alten Ansicht, die Grenacher, Claus, Patten u. a. vertreten haben. Diese Autoren verlegen den Entstehungsort des imaginalen Pigments in die Sehzellen selbst. Der Befund bei Xennos Rossii widerspricht vor allem der von Kirchhoffer (1910) geäußerten Meinung, daß das Pigment eine freie Wanderung unternimmt von dem in die Tiefe gesunkenen Larvenauge aus, daß also das Pigment des Larvenauges und das des Imagoauges identisch ist. Dem widerspricht aber nicht nur der

Ort der Entstehung, sondern auch die Größenordnung und Farbe der Pigmentkörner bei ihrem ersten Auftreten. Denn während das Pigment des larvalen Auges schwarz und grobkörnig ist, ist es im Komplexauge zunächst feinkörnig und hellbraun.

Wenn man aber annimmt, daß die Farbenverschiedenheit von der Größenverschiedenheit der Körner herrührt und diese wieder dadurch erklärt wird, daß das einzelne Pigmentkorn des Larvenauges in viele kleine Pigmentkörner aufgespalten wird, die hierdurch naturgemäß eine hellere Farbe bekommen, dann muß ein kontinuierlicher Pigmentstrom, der sich vom Larvenauge aus über das ganze Komplexauge ergießt, sichtbar sein. Es müßte das Pigment zuerst proximal in den Sehzellen auftreten. Tatsächlich wird es aber in den distalen Partien, und zwar um den Kern herum, zuerst sichtbar und in den verschiedenen Einzelaugen zu verschiedener Zeit. Eine derartige freie Wanderung der Pigmentkörner kann aber auch mechanisch kaum erklärt werden. Sollen die Pigmentkörner etwa autonome Bewegungen ausführen, oder vom Blutstrom transportiert werden, und warum in diesem Falle dann ausschließlich in die Augenanlagen hinein? Es ist das ein Umstand, der Kirchhoffer selbst unerklärlich ist. Dann ist aber auch eine andere Möglichkeit denkbar: eine Wanderung von Zelle zu Zelle. Wie kommen aber die Körner aus den Zellen heraus, wie nehmen die benachbarten Zellen sie auf? Auch könnte daran gedacht werden, daß das Melanin der Pigmentkörner gelöst wird, in gelöstem Zustand durch die Zellen hindurchdiffundiert, und schließlich in den Seh-(oder Pigment) zellen wieder als festes Pigment niedergeschlagen wird. Aber auch diese Annahme ist unwahrscheinlich. Der Pigmentvorrat des kleinen Larvenauges würde für die ca. 50 großen Augen gar nicht ausreichen. Es müßte denn das Larvenauge als Pigmentdrüse angesehen werden, was nach den obigen Ausführungen auf mancherlei Schwierigkeiten stößt, ganz abgesehen davon, daß das Pigment des Larvenauges gar nicht verschwindet, sondern in den ältesten Stadien noch deutlich sichtbar bleibt.

Erklärlicher schiene noch jener Vorgang, den Johansen für das Facettenauge von Vanessa urticae L. beschreibt. Hier wird, nach dessen Angaben, das Pigment in den Zellen von Phagozyten, von denen es aufgefressen wird, aus dem larvalen in das imaginale Auge transportiert. Für Xenos Rossii kommt diese Möglichkeit indes auch nicht in Betracht, da hier phago-

zytäre Prozesse irgendwelcher Art überhaupt nicht zu beobachten sind.

Es bleibt also in diesem Falle nur die eingangs erwähnte und durch Beobachtungen gestützte Annahme übrig, daß das Augenpigment der Imago in der betreffenden Zelle selbst gebildet wird. Diese Möglichkeit hat außerdem gar nichts Befremdendes an sich, da in neuerer Zeit nachgewiesen wurde, daß die verschiedensten Zellen befähigt sind, Pigment zu bilden, z. B. Hautzellen, Muskelzellen, auch die des Herzens, Nervenzellen usw. So ist in weitgehender Übereinstimmung mit den hier angeführten Verhältnissen z. B. auch für Tritoneier beschrieben worden, daß sich das Pigment in der Umgebung des Kerns zuerst bildet in heller, feinkörniger Modifikation und erst allmählich in dunklere, derbere Körner übergeht (Wagner, 1910).

Des weiteren nehmen die Pigmentkörner an Menge wie an Masse zu, und zwar hauptsächlich distalwärts von den Kernen (Taf. VI, Fig. 16 ff.). Die Zellen sind schließlich mit Pigment so dicht angefüllt, daß Kerne und Zellgrenzen dadurch häufig verdeckt werden. Besonders kräftige Pigmentkörner umlagern die distalen Enden der Retinazellen, die Basis der Stiftchen. Diese großen Körner sind natürlich auch von dunklerer Farbe (Taf. VI, Fig. 18).

Während bisher ausschließlich die Entwicklung des eingentlich lichtperzipierenden Apparates, der Retina, dargestellt wurde, wende ich mich jetzt der Beschreibung der übrigen Teile des Einzelauges zu.

Bis auf das Stadium von Taf. VI, Fig. 11, auf dem die Retina bereits ihre spätere Beschaffenheit erkennen läßt, ist die Augenanlage typisch einschichtig. Erst auf der Entwicklungsstufe von Taf. VI, Fig. 12 beginnt sich eine zweite Zellage vor der Retinaschicht zu bilden (Taf. VI, Fig. 12 *cz*). Diese stammt nicht von den schon differenzierten Retinaelementen ab, sondern von den jene umgebenden, undifferenzierten Hypodermiszellen. Sie scheinen von unten her darüber geschoben zu werden, indem ein schräg nach oben gerichteter Druck die zugespitzten Zellen distalwärts treibt, wo sie gegen den vakuolären, unter geringerem Druck stehenden Raum (Taf. VI, Fig. 12 *vk*) ausweichen. Auf Taf. VI, Fig. 13 sieht man diesen Prozeß weiter fortgeschritten. Die distalen Zellen haben sich gegenüber Taf. VI, Fig. 12 stark vermehrt, und zu einer geschlossenen Decke über der Retina zusammengefügt. Diese distale, neu auftretende Zellage ist nichts

anderes als die spätere korneagene oder lentigene Schicht (vgl. Textfig. 5).

Auf den folgenden Stadien (Taf. VI, Fig. 14 ff.) bemerkt man, daß die Corneagenzellen sich parallel zueinander anordnen. Sie sind länglich prismatisch und zeigen sich homogen, ihre Zellkerne liegen in den proximalen Partien der Zelle. Auf diesem Zustand verharren nun die korneagenen Zellen ziemlich lang (Taf. VI, Fig. 13—15), bis etwa zu jenem Zeitpunkt, wo die Larve sich zur Verpuppung anschickt. Dann erst nehmen die Zellen jene Tätigkeit auf, die ihnen den Namen verschafft hat. Die distalen Zellgrenzen verwischen sich allmählich, die peripheren Abschnitte der Zellen werden durchsichtig, schwächer färbbar und beginnen sich über die Körperoberfläche vorzuwölben (Taf. VI, Fig. 16 *s*). Gleichzeitig rücken die Kerne nach der Basis. Daß man in diesen Vorgängen tatsächlich die ersten Anfänge der Linsenbildung zu sehen hat, zeigt die Betrachtung des folgenden Stadiums (Taf. VI, Fig 17). Man sieht hier schon eine deutliche Linse mit ihrer typischen Schichtung: einzelne, übereinander gelagerte Lamellen, die außen konvex sind, nach innen zu immer flacher werden und schließlich über eine ebene Schicht in eine konkave Fläche übergehen.

Nach Redicorzew (1900) u. a. sind bei den Ozellen neben den Corneagenzellen auch die Pigmentzellen an der Linsenbildung beteiligt. Dieses Verhalten trifft auch für Xenos Rossii zu. Die Pigmentzellen differenzieren sich von den Hypodermiszellen erst spät, nämlich im Puppenstadium. Auf Taf. VI, Fig. 16 sind sie als solche zum ersten Male sicher zu erkennen (*pz*). Man sieht sie hier sich an die Corneagenzellen anlagern. Sie haben eine längliche Form, und ihre proximalen Enden sind mehr oder weniger in eine Spitze ausgezogen. Auf den folgenden Stadien (Taf. VI, Fig. 17 und 18) bemerkt man bereits, wie die Pigmentzellen, die vorerst noch in einer Ebene mit den Corneagenzellen liegen, nach außen Linsensubstanz geliefert haben. Taf. VI, Fig. 18 ist einerPuppe entnommen, die nicht mehr weit vom Ausschlüpfen entfernt war. Ein Vergleich dieser Abbildung mit jener des ausgebildeten Ozellus (Textfig. 5, p. 110) lehrt, daß die Pigmentzellen in dem kurzen noch verbleibenden Zeitabschnitt recht beträchtliche Veränderungen durchzumachen haben. Sie müssen infolgedessen sehr rasch erfolgen, und es ist aus diesem Grunde nicht verwunderlich, daß es mir nicht gelang, ein zwischenliegendes Stadium aufzufinden. Die Veränderungen gehen wahr-

scheinlich in der Art vor sich, daß die Pigmentzellen in die Breite wachsen auf Kosten ihrer Länge, aus der Ebene der Corneagenzellen herausrücken und distalwärts von ihnen sich anordnen. Da sich außerdem die Corneagenzellen stetig verkürzen, wie früher schon erwähnt wurde, wird jener trichterförmige Raum erzeugt, der von Linsensubstanz eingenommen wird. Die Corneagenzellen nehmen nur das äußere basale Ende des Zapfens der Linse oder des „Processus corneae" ein, während er seitlich von den Pigmentzellen begrenzt wird.

Der nach unten sich trichterförmig zuspitzende Mantel von Pigmentzellen stellt eine ausgezeichnete optische Isolierung der einzelnen Ozellen her. Schon auf jenem Stadium, wo die Pigmentzellen neben den Corneagenzellen angeordnet sind (Taf. VI, Fig. 18), beginnen sie mit der Bildung des Pigments, das auch wieder in der Umgebung der Kerne und hauptsächlich distal von ihnen auftritt und von derselben Größenordnung und derselben Farbe ist, wie jenes in den Retinazellen. Auch hier ist keine Beziehung zwischen dem neu auftretenden Pigment und demjenigen des Larvenauges zu finden. Die Pigmentzellen besitzen demnach neben derjenigen der Linsenbildung die Funktion einer Iris, eine Bezeichnung, die für derartige Pigmentisolationen zuerst Redikorzew (1900) eingeführt hat.

In den Stützzellen ist auf keinem Entwicklungsstadium Pigment zu erkennen. Die ganze Veränderung bei ihnen während der Entwicklung beschränkt sich auf ein Längerwerden, im gleichen Schritt mit der Ozellusanlage. Die Kerne gehen dabei ebenfalls von einer kugeligen in eine längliche, spindelförmige Gestalt über (vgl. Taf. VI, Fig. 12 bis 18). Zwischen je drei Ozellen stehen Haare, die von Zellen ausgeschieden werden, welche unpigmentiert zwischen die pigmentführenden Elemente eingebettet sind. Diese Haare werden von besonders differenzierten Stützzellen, den Haarzellen (Taf. VI, Fig. 18 *hz*), ausgeschieden, welche die Pigmentzellen überragen. Eine junge Haarzelle ist zuerst gleichmäßig von Protoplasma erfüllt (Taf. VI, Fig. 19 *hz*). Später verstärkt sie ihre Cuticula, die am distalen Ende pinselförmig ausgefranst ist; und man kann dann deutlich einen inneren, protoplasmatischen, kernführenden Teil, und einen äußeren, hyalinen Chitinmantel darum erkennen (Taf. VI, Fig. 18 *hz*). Man sieht auf dieser Abbildung auch, wie die Chitincuticula von den Haaren in die Höhe geschoben wird. Diese Haare spielen deshalb sicher, wie auch für andere Tiere, z. B. Lepidopteren, vermutet wurde, eine

Rolle bei der Häutung. Ob das aber die einzige Funktion ist, die ihnen zu erfüllen obliegt, möchte ich bezweifeln, da hierzu die große Anzahl und der pinselförmige Bau nicht notwendig wäre.

Wenn man sich in Taf. VI, Fig. 18 die oben geschilderten Veränderungen, die noch an den Pigmentzellen und der Linse vor sich gehen, eingezeichnet denkt, dann hat man Taf. VI, Fig. 18 in jene von K. Strohm gegebene Abbildung des fertigen Ozellus (Textfig. 5) übergeführt, und damit die ganze Entwicklung der Augen vollendet.

Hier möchte ich einen kurzen Vergleich der Entwicklungsgeschichte dieser ozellären Komplexaugen mit derjenigen anderer Augentypen anschließen. Es drängt sich nämlich die Frage auf, ob die Entstehung des Einzelauges von Xenos Rossii mit der Bildung des Ommatidiums der Facettenaugen oder mit derjenigen der Ozellen in Beziehung gesetzt werden kann, ob man also das „ozelläre Komplexauge“ als aberrante Form den Insektenfacettenaugen homolog setzen oder durch Summierung von Einzelozellen als konvergente Bildung zu den Facettenaugen entstanden denken darf. Im ersteren Falle würde ein Vergleich mit der Entstehung primitiver Typen von Facettenaugen (Machilis, Lepisma) nahe liegen. Mit diesen ursprünglichen Formen hat der fertige Bau unseres Komplexauges aber so wenig Ähnlichkeit, daß man nicht hoffen kann, daß die Entwicklungsgeschichte jener Augen einen Anschluß an sie ermöglicht. Andere Insektenformen mit „ozellären Komplexaugen“ sind uns nicht bekannt. Einen Vergleich der Entwicklungsgeschichte unserer Augenform mit derjenigen wirklicher, einzelstehender Ozellen (Scheitelaugen) der heutigen Insektengruppen kann man nur dem analogen Bautypus nach anstellen, ohne aber an eine wirkliche phylogenetische Beziehung zwischen diesen und jenen zu denken. Wenn wir nun hypotetisch das Auge von Xenos Rossii durch eine Summation von Einzelozellen entstanden denken, so können wir uns diese von verschiedenen Typen solcher Einzelaugen ausgehend denken. Es fragt sich also, ob die Entwicklung des Einzelauges von Xenos Rossii auf einen dieser Typen direkt bezogen werden kann. Zwei Extreme in dieser Hinsicht stellen z. B. Vespa (J. Zavřel 1902) auf der einen, Acilius (W. Patten 1888) auf der anderen Seite dar. Im ersteren Fall hat man es mit einer intraepithelialen Differenzierung zu tun: Aus einem mehrschichtigen Epithel differenzieren sich die beiden Schichten: Corneagenschicht und Retina.

Bei Acilius dagegen findet eine Einstülpung der ganzen Epithelfläche statt. Die Seitenpartien der so entstehenden Augengrube stoßen schließlich mit ihren Rändern in der Mitte zusammen. Die äußere Zellage des auf diese Weise zweischichtig gewordenen Auges wird in ihren zentralen Teilen zur Corneagenschicht, zur Iris in den peripher gelegenen, während die in die Tiefe verlagerten Zellen sich zur Retina umdifferenzieren. Unser Objekt scheint weder dem einen noch dem andern Typus so nahe zu stehen, daß es notwendig auf einen bezogen werden müßte. Es steht in gewissem Sinne zwischen beiden. Auf der einen Seite vollzieht sich die ganze Differenzierung innerhalb des Epithels und erinnert darin an Vespa. Auf der anderen Seite schieben sich Epithelzellen, die späteren Corneagenzellen, über den gekrümmten nach unten gesenkten Zellen der Retina zusammen, ähnlich den lentigenen Zellen von Acilius. Ein Einstülpungsprozeß, der vorübergehend zu einer ausgeprägten Augengrubenbildung führt, fehlt jedoch bei Xenos vollständig. Ob nun der eine oder der andere Bildungsmodus der primäre und für unseren Augentypus der Ausgangspunkt gewesen ist, läßt sich nicht entscheiden.

III. Die Entwicklung des Oberschlundganglions.

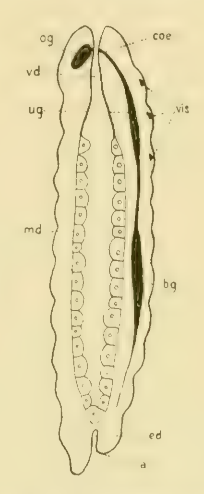
Für die Beurteilung der Frage, welcher Augenkategorie die ozellären Komplexaugen beizuzählen sind, muß natürlich auch die Art ihrer Innervierung in Betracht gezogen werden. Da diese aber derjenigen des Facettenauges vollständig homolog ist, wie in einer anderen Arbeit aus dem hiesigen zoologischen Institut dargetan wird, so fragt es sich, ob auch die Entwicklung des Oberschlundganglions in beiden Fällen übereinstimmt, oder ob man es hier mit Konvergenzerscheinungen zu tun hat.

Es wurde deshalb die postembryonale Entwicklung des Nervensystems insoweit untersucht, als es in Beziehung zur Augenentwicklung steht. Ich habe mich infolgedessen auf das Oberschlundganglion beschränkt und davon wieder besondere Aufmerksamkeit den Veränderungen im Lobus opticus geschenkt.

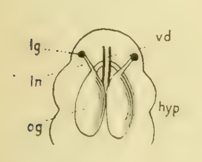
Die ganze Entwicklung wurde ausschließlich auf Querschnitten verfolgt, die deshalb am erfolgreichsten schienen, weil die Orientierung in der Frontalebene bei jungen Individuen wegen der zylindrischen Gestalt der Larven auf große Schwierigkeiten

stößt, so daß man hierbei einigermaßen dem Zufall anheim gegeben ist. Da mir außerdem die jüngsten Larven in nur sehr wenigen Exemplaren zur Verfügung standen, so schien es mir doppelt geboten, den sichersten Weg zu beschreiten, mich also auf Querschnitte zu beschränken.

Das jüngste Stadium, das ich auffand, ist einer fußlosen Larve entnommen, bald nach der Häutung ihrer freilebenden Form. Imaginalscheiben von Augen sind noch nicht sichtbar. Das Oberschlundganglion (Textfig. 6 *og*) besteht aus ellipsoiden Hälften, deren große Axen angenähert parallel zur Körperlängsaxe sind. Am Vorderende des Gehirns gehen nach unten die Konnektive zu dem großen Unterschlundganglion ab, das eine Verwachsung des eigentlichen Unterschlundganglions mit den thorakalen Ganglien darstellt (Textfig. 7 *ug*). Die Konnektive berühren den Vorderdarm nicht, sondern stehen von ihm ziemlich weit ab (Taf. VII, Fig. 21 *coe*). Oberhalb und seitwärts von der Abzweigungsstelle der Konnektive treten, nach den Angaben NASSONOVS, die Nerven in die Larvenozellen aus (Textfig. 6). Ich selbst habe diese Sehnerven nicht sehen können. Ich führe das darauf zurück, daß NASSONOV hauptsächlich Totalpräparate studierte, während ich meine Beobachtungen an Querschnitten anstellte. Aus Textfig. 6 folgt nämlich, daß Querschnitte den Ozellarnerv nie median zu treffen vermögen. Man bekommt auf den einzelnen Querschnitten immer nur kurze Stücke dieses dünnen Nervs, die sich ohne Anwendung spezifischer Färbungen nicht leicht als solche erkennen lassen.



Textfig. 7. Längsschnittsschema einer jungen parasitären Larve. (Nach NASSONOV.) *a* After; *bg* Bauchganglion; *coe* Konnektiv des Oberschlundganglions mit dem Unterschlundganglion; *ed* Enddarm; *md* Mitteldarm; *og* Oberschlundganglion; *ug* Unterschlundganglion; *vd* Vorderdarm; *vis* ventrale Imaginalscheiben.



Textfig. 6 Längsschnitt durch Kopf und vorderen Teil des Thorax. (Schematisiert nach NASSONOV.) *lg* Larvenozellus; *ln* Nerv des Larvenauges; *og* Oberschlundganglion; *vd* Vorderdarm; *hyp* Hypodermis.

Das nächste Stadium (Taf. VII, Fig. 20), ganz wenig älter als das erste, zeigt bereits den Anfang der Bildung des Lobus

opticus (lopt.). Die Hemisphären fangen an, sich in der Frontalebene auszudehnen. Anzeichen für das Wachstum in dieser Richtung sah man schon auf dem vorhergehenden Stadium. Es zeigten sich nämlich in den peripheren Teilen des Oberschlundganglions auf einem hier nicht wiedergegebenen Präparat Kernteilungsfiguren, die einzigen, die ich auf diesen frühen Stadien aufzufinden vermochte. Die Hervorwölbung der Ganglienzellen ist in ihrem Innern von Fasermasse erfüllt, die durch einen dünnen Strang mit der Markmasse der Hemisphären (*h*) in Verbindung steht. Äußerlich ist eine Einschnürung nicht sichtbar. Der Lobus opticus ist demnach an Masse viel geringer als das ursprüngliche Oberschlundganglion. Die histologische Struktur der Anlage des optischen Ganglions ist übereinstimmend mit derjenigen der Hemisphären und noch sehr einfach: Die Rindensubstanz besteht aus ungefähr kugeligen, sich dunkel färbenden Zellen. Die Kerne sind hell, ihr Chromatin ist in Schollen oder Körnern angeordnet, die sich vorzugsweise an die Peripherie des Kernes anlegen. Das ganze Oberschlundganglion ist von einer strukturlosen Membran umgeben, die ein Ausscheidungsprodukt der Ganglienzellen darstellt, ähnlich der Basalmembran der Hypodermis.

Obwohl ich nur einmal Zellteilungen beobachten konnte, geht der Hervorwachsungsprozeß des Lobus opticus doch sehr rasch vor sich. Denn das nächste abgebildete Stadium (Taf. VII, Fig. 21 und 21 a), das an Alter das vorhergehende nur wenig übertrifft, zeigt bereits den Lobus opticus in Berührung mit der Hypodermis. Er ist nun von der Hemisphärenanlage deutlich durch eine Einschnürung abgesetzt, und man kann an ihm schon zwei Abschnitte unterscheiden: Zunächst fällt eine distale, keulenförmige Anschwellung auf (Taf. VII, Fig. 21 und 21 a *kpt*), deren peripheres Ende sich der Hypodermis anschmiegt. Diese Verdickung entspricht der späteren „subretinalen Nervenbündelschicht" (Jonescu 1909). An ihr läßt sich eine scharfe Trennung in Rinden- und Marksubstanz nicht erkennen; man beobachtet auch vereinzelte Kerne im Innern der Anschwellung.

Kaudalwärts von dieser Verdickung liegt das larvale Auge (*lg*, Taf. VII, Fig. 21 und 21 a), das durch einen Nervenstrang mit dem Lobus opticus in Verbindung steht (Taf. VII, Fig. 21, 22, 23; Taf. VIII, Fig. 24). Der larvale Sehnerv (*ln*, Taf. VII, Fig. 21) führt in den zweiten Abschnitt des optischen Ganglions (*pl*, Taf. VII, Fig. 21 und 21 a). Dieser ist scharf gesondert in Mark- und

Rindensubstanz und stellt, wie wir bald sehen werden, jenes wichtige Stück vor, aus dem später die drei Kreuzungen und die drei Markmassen, die von den Opticusganglien der Facettenaugen bekannt sind, hervorgehen werden. Von einer Differenzierung in diese drei resp. sechs Abschnitte ist auf diesem Stadium noch nichts zu erkennen.

Die Fasermasse (*fm*, Taf. VII, Fig. 21 und 21a) geht kontinuierlich und fast geradlinig von den Hemisphären (*h*) durch die eben besprochene proximale Anschwellung (*pl*, Taf. VII, Fig. 21 und 21a) des Lobus opticus hindurch bis an die Hypodermis. Sie hat somit denselben Verlauf wie der Sehnerv des Larvenozellus. Ob nun der Lobus opticus in seinem Wachstum dem schon vorhandenen larvalen Sehnerv gefolgt ist, oder ob beide Nervenbahnen erst sekundär miteinander verschmolzen sind, kann ich nicht entscheiden, da mir, wie erwähnt, die Innervation des Larvenauges auf den frühesten Stadien nachzuweisen nicht gelang.

Auf diesem Stadium lagern sich auch zerstreute Bindegewebszellen, mesodermale Wanderzellen (*mz*, Taf. VII, Fig. 21a) um das Oberschlundganglion herum, ohne indes sich schon zusammenzuschließen. Man hat hierin den Anfang der Neurilemmbildung zu sehen. Gleichzeitig treten auch Tracheenästchen an das Gehirn heran (*tr*, Taf. VII, Fig. 21a), durchdringen es indes nicht, auch nie auf späteren Stadien, wie das für andere Insekten von Weismann (1864) und Johansen (1893) beschrieben worden ist. Die genaue Lagebeziehung der Tracheen zum Oberschlundganglion habe ich nicht verfolgt, da sie für die folgenden Betrachtungen unwesentlich ist. Diese erstrecken sich hauptsächlich auf die Veränderungen in der proximalen Anschwellung des Lobus opticus (*pl*, Taf. VII, Fig. 21 und 21a). Denn die übrigen Teile des Oberschlundganglions verändern sich nicht mehr so durchgreifend. Ein besonders wichtiges Entwicklungsstadium hierfür zeigt uns Taf. VII, Fig. 22. Die keulenförmige Endverdickung des Lobus opticus hat sich verbreitert, gleichsam aufgeteilt, und die Nervenfasern strahlen von ihrer Austrittsstelle aus der mittleren Anschwellung kegelförmig gegen die Hypodermis aus (*snbs*, Taf. VII, Fig. 22). Wir erkennen in dieser Schicht jetzt schon deutlich die subretinale Nervenbündelschicht (*snbs*, Taf. VII, Fig. 22). Durch Vergleich von Taf. VII, Fig. 21 mit Fig. 22 ergibt sich, daß die subretinale Nervenbündelschicht nicht aus zwei primitiven Nervenbündeln, einem dorsalen und einem ventralen, hervorgeht, wie das bei Vanessa Jo nach Johansen der Fall

ist, sondern aus einem einzigen Nervenstrang (*kpt*, Taf. VII, Fig. 21 und 21a), der die mittlere Anschwellung (*pl*, Taf. VII, Fig. 21 und 21a) an ihrem distalen Ende durchbricht. Eine Zwischenschicht, aus freiem Fett und Körnchenkugeln bestehend, wie sie Weismann für Musca zwischen der subretinalen Nervenbündelschicht und der epithelialen Augenanlage beschreibt, ist hier nicht nachweisbar, sondern an jener Stelle findet bei Xenos Rossii die Durchdringung der nervösen Elemente des Lobus opticus und der aus den Sehzellen der Augen auswachsenden Postretinalfasern statt. Die Fasern der subretinalen Nervenbündelschicht vereinigen sich zu einem einzigen Nervenstrang, der zu den aus der früher beschriebenen proximalen Anschwellung hervorgegangenen Teilen des Lobus opticus führt. Dieser Nervenstrang durchbricht zunächst die „äußere Ganglienzellenschicht" (*ags*, Taf. VII, Fig. 22) und setzt sich in die „äußere Fibrilärmasse" (*mmc*, Taf. VII, Fig. 22) fort, die man als solche ebenfalls bereits auf diesem Stadium zu erkennen imstande ist. Sie fängt auch schon an, sich in der Richtung senkrecht zur größten Ausdehnung des Oberschlundganglions einzustellen. Von ihr gelangt man über die innere Ganglienzellenschicht (*igs*, Taf. VII, Fig. 22) nach der mittleren Fibrillärmasse (*mmm*). Diese hat sich nicht soweit differenziert wie die äußere Fibrillärmasse. Die Richtung ihres größten Durchmessers bildet mit der Sagittalebene einen Winkel von etwa 45°. Die innere Fibrillärmasse (*mmi*, Taf. VII, Fig. 22) ist hier noch nicht abgesetzt gegen die Markmasse der ursprünglichen Hemisphären (Taf. VII, Fig. 22). Sie geht in diese unmerklich über. Man bemerkt also, daß die Differenzierung von außen nach innen fortschreitet. Auf Taf. VII, Fig. 22 ist ferner zu bemerken, daß sich das Neurilemma bereits gebildet hat (*nl*). Es stellt eine meist einschichtige mesodermale Zellage dar, die das ganze Oberschlundganglion überzieht, ohne ihm aber eng anzuliegen. Von ihm wird auch das larvale Auge überdeckt (*lg*), das seinerseits ebenfalls sich mit einer Bindegewebshülle umgeben hat. Man sieht es gegen die äußere Ganglienzellenschicht gerückt, gleich als ob es an seinem Nerv von der Hypodermis weggezogen würde. Es ist noch auf diesem Stadium innerviert, obwohl es schon längst funktionslos geworden ist.

Die nächste Figur (Taf. VII, Fig. 23) zeigt ein Bindeglied in der Entwicklung, das zu dem fertig ausgebildeten Oberschlundganglion überleitet. In der Hypodermis sind die Einzelozellen (*oc*)

schon deutlich ausgeprägt. Die distalen hellen Stellen darin sind jene vakuolären Räume, die den Stiftchensaum aufzunehmen bestimmt sind. An die Hypodermis schließen die Postretinalfasern (*prfs*) an, auf die die subretinale Nervenbündelschicht (*snbs*) folgt, die sich gegen Taf. VII, Fig. 22 noch weiter unter den epithelialen Anteil der Augenanlage ausgebreitet hat. Ihre Fasern durchsetzen nunmehr in zahlreichen Strängen die äußere Ganglienzellenschicht (*ags*). Die hierauf folgende äußere Fibrillärmasse (*mme*) hat sich jetzt vollständig in die Sagittalebene eingestellt. Sie hat die Gestalt einer konkav-konvexen Linse von sehr schwacher Krümmung, deren hohle Fläche nach innen gekehrt ist. Die Nervenfasern der äußeren Fibrillärmasse führen durch die äußere Kreuzung (*che*) in die mittlere Fibrillärmasse (*mmm*), die auch von der Form einer konkav-konvexen Linse ist und deren konkave Seite ebenfalls nach innen schaut. Sie besitzt gleichfalls ihre größte Ausdehnung in der Sagittalebene. Von der mittleren Fibrillärmasse gelangt man durch die mittlere Kreuzung (*chm*) in die innere Markmasse (*mmi*), die eine ellipsoide Gestalt zeigt. Die sich an die innere Markmasse anschließende innere Kreuzung (*chi*) ist, der zentripetalen Bildungsfolge entsprechend, auf diesem Stadium erst schwach zu sehen. Auf diesem Stadium war es mir auch zum ersten Male möglich, im Innern des Oberschlundganglions den Zentralkörper (*ck*) nachzuweisen, ungefähr in der Form, in der er auch bei der Imago sichtbar ist. Auf dem vorhergehenden Stadium sieht man an jener Stelle bloß einen hellen undeutlichen an den Rändern verschwommenen Fleck.

Auf die einzelnen Bildungsherde der Komplexaugenzentren, wie sie BAUER (1904) beschreibt, gehe ich hier nicht ein. Ich begnüge mich zu erwähnen, daß ich solche Bildungszentren gesehen habe an den Stellen, an denen sie nach BAUERS Angaben zu erwarten waren.

Ebenso glaube ich, die einzelnen Gehirnteile histologisch nicht näher beschreiben zu müssen, da hierzu die Imago sich besser eignet, und auf diesem Stadium in einer anderen Arbeit aus dem hiesigen zoologischen Institut behandelt wird.

Die obigen Ausführungen zeigen, daß sich der Lobus opticus im Prinzip genau so entwickelt, wie derjenige, der das Zentrum für ein Insektenfacettenauge darstellt. Denn in allen jenen bisher beschriebenen Fällen (WEISMANN, BAUER, MICHELS), in denen die Lobus opticus-Bildung sich postembryonal vollzieht, verläuft die Entwicklung im großen und ganzen in der oben

geschilderten Weise, indem sich von dem ursprünglich ungegliederten Oberschlundganglion durch Wachstums- und Abschnürungsvorgänge der Lobus opticus in der Frontalebene ausbildet.

Es entspricht somit die Art der Innervierung gänzlich derjenigen des Facettenauges der andern Insekten.

IV. Die Metamorphose des Mitteldarms.

Bisher wurde, meines Wissens, die postembryonale Darmentwicklung nur für solche Insekten untersucht, die auch während ihres Imagostadiums einen funktionsfähigen, gut entwickelten Darm besitzen. Bei den Strepsipteren, insbesondere bei Xenos Rossii, liegen die Verhältnisse wesentlich anders. Hier ist nämlich der Darm in den jungen Larvenstadien am besten ausgebildet, während er bei der männlichen Imago in einigen Partien völlig zugrunde gegangen ist, in anderen, wo er sich noch vorfindet, eine ganz rudimentäre Ausbildung aufweist. Die genauere Beobachtung lehrt ferner, daß die mittleren Abschnitte des Darmes bei den verschiedenen Imagines nicht dieselbe Entwicklungsstufe erreichen, sondern ziemlich verschiedene Bilder zeigen.

Diese Eigentümlichkeiten der Metamorphose des Mitteldarms lassen sich erklären durch das schon längst bekannte biologische Verhalten, das diese Tiere während ihrer verschiedenen Entwicklungsstufen darbieten, und das ich deshalb hier, in aller Kürze, anführen möchte. Aus dem Brutkanal des Weibchens, das lebendig gebährend ist, schlüpfen, bei uns ungefähr im Mai, die springenden Larven, etwa 150 an Zahl, aus, die „triungulins" von Brues (1903). Ihre Mundteile sind bei Xenos Rossii, nach Nassonov, vollständig unentwickelt, ohne gesonderte Ober- und Unterlippe, nur mit einem einzigen Paar Mundgliedmaßen ausgerüstet, das wahrscheinlich als Oberkiefer zu deuten ist. Sie sind zur Zerkleinerung von Nahrung ungeeignet, so daß diese springenden Larven keine geformte Nahrung aufzunehmen imstande sind. Die Tiere bedienen sich ihrer nur dazu, um sich durch die Integumente ihrer Wirtslarve, in diesem Falle durch diejenigen von Polistes gallica, hindurchzuarbeiten. Man sieht somit, daß diese frei beweglichen Larven darauf angewiesen sind, sobald wie möglich in eine Wespenlarve einzudringen, wo ihnen dann genügend flüssige Nahrung zur Verfügung steht, die durch den Mund leicht in das Darminnere gelangen kann, wo ich sie auch tatsächlich in der

Form eines färbbaren Gerinnsels oft beobachten konnte. Da aber für die springende Larve der nah verwandten Art Xenos Peckii von Brues große Anlagen von Mandibeln, ersten Maxillen und zweiten Maxillen beschrieben worden sind, so kann man daraus wohl schließen, daß die frei bewegliche Larve dieser Art noch befähigt ist, Nahrung zu erfassen und zu zerkleinern. Unsere Art, Xenos Rossii, würde demnach eine dem Parasitismus schon stärker angepaßte Form darstellen.

Nachdem die springenden Larven von Xenos Rossii in die Leibeshöhle einer Polisteslarve gelangt sind, häuten sie sich alsbald. Sie entbehren nun irgendwelcher Körperanhänge vollständig. Denn diese sind einerseits für die parasitären Larven zweifellos überflüssig geworden, andererseits könnten sie ihnen unter Umständen geradezu schädlich werden, da mit derartigen Organen, z. B. mit harten spitzen Mandibeln versehene Tiere, die zarten Gewebe der Wespenlarven leicht verletzt werden könnten, und dadurch das Leben ihres Wirtes zugleich mit dem eigenen gefährden würden. Die Integumente der gehäuteten, parasitären Larve sind außerordentlich weich und spielen wahrscheinlich eine wichtige Rolle bei der Nahrungsaufnahme. Zu dieser Funktion kann die äußere Haut auch deshalb als geeignet angesehen werden weil sie eine größere Oberfläche darstellt als der Darm, der als einfaches, gerades Rohr in der Körperachse liegt (Textfig. 7 u. 8). Beweise hierfür liegen allerdings nicht vor, da derartigen Experimenten sich begreiflicherweise große Schwierigkeiten entgegenstellen.

Daß schließlich der Darm der Imago keine konstante Be schaffenheit aufweist, kann wohl damit erklärt werden, daß die Imago keine Nahrung aufnimmt, in der Phylogenese aber zweifellos einmal dazu befähigt war, daß wir also in dem Darm des Männchens von Xenos Rossii ein Organ vor uns sehen, das in Rückbildung begriffen ist. Dazu kommt noch der Umstand, daß die Tiere überhaupt auf verschieden hohen ontogenetischen Entwicklungsstufen die Puppenhülle verlassen, so daß also auch die durch die Unvollständigkeit der Metamorphose hervorgerufene Ungleichheit der Ausbildung berücksichtigt werden muß.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen möchte ich nun zur Darstellung der Darmmetamorphose übergehen, die im einzelnen außerordentlich merkwürdig verläuft. Ich beschränke mich dabei auf die Schilderung der Veränderungen im Mitteldarm, da sie hier am durchgreifendsten sind und deshalb am deutlichsten be-

obachtet werden können. Außerdem spielt dieser Darmabschnitt (wegen seiner relativen Ausdehnung) bei der Verdauung und Resorption die Hauptrolle.

Bei jungen Stadien verläuft die Entwicklung in der ganzen Längenausdehnung des Mitteldarms gleichartig, gestaltet sich dagegen später, bei alten Larven und Puppen, verschieden in Thorax und Abdomen.

Der Mitteldarm, von NASSONOV „Magen" genannt, stellt ein gerade gestrecktes Rohr dar, das hinten blind endet, während es vorn an den ektodermalen Vorderdarm sich anschließt (Textfig. 7, p. 121). Das Lumen setzt sich hier kontinuierlich von einem Darmabschnitt in den anderen fort. Eine Klappe, aus einer Ringfalte bestehend, wie sie z. B. von KOWALEVSKI (1887) für die Musciden beschrieben worden ist, ist an dieser Stelle nicht zur Ausbildung gelangt. In dem Fehlen einer Verschlußklappe zeigt sich ebenfalls der einfache Bau des Darmtraktus.

Eine Unterscheidung in ektodermalen Vorderdarm und in Mitteldarm ist dadurch möglich, daß beide Darmabschnitte eine für sie typische und voneinander verschiedene Histologie besitzen. Der Vorderarm besteht aus kleinen angenähert isodiametrischen Zellen, mit kugeligen Kernen, die mehrschichtig übereinander angeordnet sind (Taf. VII, Fig 21). Sie gleichen den Hypodermiszellen, in die sie auch gegen das Vorderende des Stomatodaeums allmählich übergehen. Der Mitteldarm dagegen wird auf den frühen Larvenstadien, und von diesen soll zunächst die Rede sein, von einer einzigen Lage von Zellen gebildet. Unter ihnen fallen zunächst große Drüsenzellen auf, deren man auf dem Querschnitt etwa acht bis neun zählt (Taf. VIII, Figg. 24, 25 *dz*). Sie sitzen mit breiter Grundfläche einer feinen, strukturlosen Basalmembran (Taf. VIII, Fig. 24 *bm*, Membrana propria, Tunica propria nach FRENZEL) auf. Das Protoplasma dieser Zellen bildet ein feines Wabenwerk, an manchen Stellen ist es körnelig, da und dort zeigen sich in ihm kleine Vakuolen. In jeder dieser großen Zellen liegt ein Kern, der von langgestreckter Gestalt ist und den größten Teil der Zelle durchzieht. Er stellt sich parallel zum größten Durchmesser der Zelle ein, also radial in bezug auf den kreisförmigen Darmquerschnitt (Taf. VIII, Fig. 24 *k*). Die Kernmembran ist deutlich ausgeprägt. Außerdem bemerkt man im Kern massige, sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färbende Nukleolen; die chromatische Substanz ist über den ganzen übrigen Kernraum bald dichter, bald lockerer verteilt.

Außer diesen hohen Epithelzellen finden sich noch kleinere, die $^1/_5$—$^1/_2$ von der Höhe der anderen erreichen (Taf. VIII, Fig. 24 *kz*). Ihr Protoplasma hat im allgemeinen dieselbe Struktur wie dasjenige der hohen Epithelzellen, ihr Kern ist aber entsprechend kleiner und kompakter. Alle Zellen stoßen an die Basalmembran, die großen kommen in der Mitte des Lumens fast zur gegenseitigen Berührung.

Wie schon erwähnt, ist der Darm der parasitischen Larve offenbar längere Zeit lebens- und funktionsfähig. In den frühesten Stadien scheint die Darmtätigkeit nach dem auffallenden histologischen Unterschied im Bild der Zellen und Kerne vorwiegend oder ausschließlich auf die hohen Epithelzellen beschränkt zu sein (Taf. VIII, Fig. 24 *dz*).

Auf einem wenig älteren Stadium (Taf. VIII, Fig. 25) als jenes von Taf. VIII, Fig. 24 zeigen die erwähnten niederen Epithelzellen zweierlei Verhalten. Ein Teil von ihnen (Taf. VIII, Fig. 25 *kz*), etwa doppelt so viel als hohe Drüsenzellen, nimmt nämlich sehr rasch an Größe zu. Sie besitzen auf Taf. VIII, Fig. 25, $^1/_2$—$^3/_4$ der Höhe der großen Epithelzellen und machen schon den Eindruck von Drüsenzellen, indem sie sich in ihrem histologischen Aufbau von den großen Zellen nicht mehr unterscheiden, denen sie vielmehr, abgesehen natürlich von der Größendifferenz, vollständig gleichen. Eine derartige Vermehrung von der Verdauung dienenden Elementen weist auf eine gesteigerte Tätigkeit des Darmtraktus auf diesem Stadium hin. Wie und ob sich in ihrer Tätigkeit die kleinen Epithelzellen von den großen unterscheiden, vermag ich nicht anzugeben.

Der andere Teil des niederen Darmepithels besteht auf diesem Stadium noch aus kleinen Zellen (Taf. VIII, Fig. 25 *iz*), die im Vergleich zu denen von Taf. VIII, Fig. 24 nur wenig oder gar nicht gewachsen sind. Sie besitzen dichtes Protoplasma mit relativ großen Kernen. Diese Zellen sind anscheinend regellos über die ganze Wandung des Mitteldarmrohres zerstreut, ähnlich der Abbildung, die KOWALEVSKY (1887) für die Musciden gibt. Sie treten nur da und dort zu kleineren Komplexen zusammen, ohne indes Gruppen von bestimmter Zellenzahl zu bilden. Doch habe ich auf diesen Stadien nie mehr als drei jener Zellen beieinander liegen sehen. Diese sind zweifellos hervorgegangen aus gewissen jener kleinen Zellen, die schon auf Taf. VIII, Fig. 24 zu sehen waren (*iz*), und zwar durch Zellteilung. Es sind in ihnen, wie die schon mehrfach in der Literatur gegebenen Be-

schreibungen der Darmmetamorphose und auch ihr Schicksal in unserem Falle zeigen, die imaginalen Zellen des Mitteldarmepithels oder die Epithelmutterzellen FRENZELS zu sehen. Ein kleiner Unterschied zwischen zwei Arten niederer Epithelzellen ist schon auf Taf. VIII, Fig. 24 angedeutet. Es wurde aber bei der Beschreibung jenes Stadiums darauf nicht näher eingegangen, weil es unmöglich ist, in jenem Zeitpunkt eine sichere Scheidung zwischen den Epithelmutterzellen (*iz*) und den ersten Anlagen der kleinen Drüsenzellen (*kz*) durchzuführen. Ich vermag deshalb auch die Frage nicht zu entscheiden, ob die in Rede stehenden Zellen des Mitteldarmepithels desselben Ursprungs sind, oder ob bloß die jüngsten Stadien der betreffenden Elemente einander so gleichen, daß sie von unserem Auge nicht unterschieden werden können.

Der Bau der Drüsenzellen des Stadiums von Fig. 25, Taf. VIII ist gegen jenes von Fig. 24, Taf. VIII etwas verändert: In dem sich dunkler färbenden Protoplasma bemerkt man zahlreiche größere Vakuolen. Die Kerne der betreffenden Zellen haben ovale bis kugelige Form angenommen und die vorher in Mehrzahl vorhandenen Nukleolen haben sich meist zu einem großen, unregelmäßig gestalteten Körper zusammengeballt.

Daß tatsächlich die in Taf. VIII, Fig. 25 mit *iz* bezeichneten Zellen dazu berufen sind, das Darmepithel zu erneuern, zeigt ihr folgender Werdegang: Man bemerkt nämlich durch Vergleich von Taf. VIII, Fig. 25 mit den folgenden Abbildungen (Taf. VIII, Fig. 26—29), wie sich diese Zellelemente sehr rasch vermehren. Dies führt zu einer Verschmelzung der einzelnen Zellinseln mit ihren Rändern, so daß auf Taf. VIII, Fig. 26 und 27 schon ein nahezu lückenloser Ring von kleinen Epithelzellen zu beobachten ist. Mit der Vermehrung dieser Epithelmutterzellen geht Hand in Hand ihre Volumzunahme, die sich auch auf die Kerne erstreckt. Dadurch wird eine wesentliche Umfangsvergrößerung des ganzen Darmrohres hervorgerufen, wie durch Vergleich von Taf. VIII, Fig. 24 und 25 mit Taf. VIII, Fig. 27 und 29 leicht gesehen werden kann. Gleichzeitig werden die larvalen Epithelzellen auseinandergeschoben, und man kann nunmehr zwischen den Drüsenzellen Partien von rein imaginalem Epithel erkennen. Aber auch die Zellen des larvalen Epithels nehmen in der Entwicklungsperiode, die in Taf. VIII, Fig. 27 wiedergegeben ist, noch an Größe zu. Ihr Protoplasma ist hier von einer großen Anzahl mittelgroßer und kleiner Vakuolen durchsetzt, so daß

es einen schaumigen Eindruck macht. Die in das Lumen hineinragenden Randpartien der Epithelzellen gehen durchweg in eine helle Zone über, von deren Bedeutung ich nichts sicheres zu behaupten vermag. Auch die Kerne haben sich mit ihren Zellen vergrößert. Die Nukleolen zeigen nicht mehr ihre frühere kompakte Beschaffenheit, sondern sind in viele kleine Körner zerfallen. Die Form der Zellkerne auf diesem Stadium bedarf noch besonderer Erwähnung. Denn man bemerkt häufig solche von eigentümlich gelappter Gestalt, hufeisenförmige Gebilde, die nach dem basalen Teile der Zelle sich öffnen (Taf. VIII, Fig. 26).

Diese eigentümliche Gestaltungsveränderung der Kerne steht vielleicht in Zusammenhang mit gewissen Vorgängen in dem übrigen Teil der Zelle. Die larvalen Zellen zeigen nämlich in einem wenig späteren Zeitpunkt (Taf. VIII, Fig. 28) radiär angeordnete Vakuolen, die nach dem, dem Darmlumen zugekehrten Rande der Zelle im allgemeinen kleiner werden. Ferner fällt an vielen Zellen dieses Stadiums ihre eigentümlich gelappte Form auf. Da man nun diese Lappen häufig mit Kernen ausgerüstet findet, so ist die Möglichkeit immerhin denkbar, daß die larvalen Zellen sich hier teilen und jene früher erwähnten hufeisenförmigen Kerne amitotische Kernteilungsfiguren repräsentieren. Auf Beobachtung aller Übergangsstadien einer solchen Zellzerklüftung gegründete Beweise für diese Ansicht fehlen mir indes.

Der exakten Feststellung zugänglich ist lediglich die Tatsache, daß auf dem Stadium von Taf. VIII, Fig. 28 und dem unmittelbar folgenden von Taf. VIII, Fig. 29 eine bedeutende Zunahme von larvalen Zellen stattfindet, und zwar sind nun im Abdomen durchschnittlich etwa 30, im Thorax bis zu 50 auf einem Querschnitt zu zählen. Diese Vermehrung der Elemente des larvalen Epithels ist höchstwahrscheinlich in der Hauptsache darauf zurückzuführen, daß die früheren kleinen Drüsenzellen nunmehr herangewachsen sind, und den Großen an Aussehen und Größe fast gleichen. Dabei hat die Ergänzung an larvalen Drüsenzellen im Thorax, wo auf diesen Stadien schon der Durchmesser des Darmes größer ist als im Abdomen, entsprechend lebhafter stattgefunden. Sie bedeutet indes keine weitere Steigerung der Funktionsfähigkeit des Darmes, sondern fällt zusammen mit dem Anfang der Degeneration des gesamten Larvenepithels. Daß die larvalen Zellen auf dem Stadium der Fig. 28 resp. 29, Taf. VIII den Höhepunkt ihrer Entwicklung überschritten haben, läßt sich zunächt daran erkennen, daß diese Zellen von nun an stetig

kleiner werden, und zwar, indem sie von außen nach innen abzuschmelzen beginnen. Vielleicht kann jener helle Hof, der früher bei Fig. 27 (Taf. VIII) erwähnt wurde, hiermit in Zusammenhang gebracht werden.

Zur genaueren Wiedergabe der Verhältnisse in einem relativ frühen Degenerationsstadium diene uns die Fig. 29 (Taf. VIII). Das Protoplasma der larvalen Zellen zeigt hier noch die streifige Struktur, die bei Fig. 28 (Taf. VIII) erwähnt wurde, aber nicht mehr so deutlich. Es fängt an, eine gleichmäßige, homogene Beschaffenheit anzunehmen. Die Kerne dieser Zellen sind etwas größer geworden, als im vorhergehenden Stadium; sie scheinen sich aufzulockern. Das Chromatin ist grobkörnig, und die Reste des schon ziemlich stark zerfallenen Nukleolus nehmen eine auf dem Schnitt häufig kreisförmige Gestalt an. Eine scharfe Kernumgrenzung ist nicht mehr nachweisbar. Die Epithelmutterzellen haben um diese Zeit ihre Teilungen wohl schon eingestellt, fangen dagegen jetzt an zu wachsen, so daß sie die larvalen Zellen immer weiter von der Basalmembran entfernen.

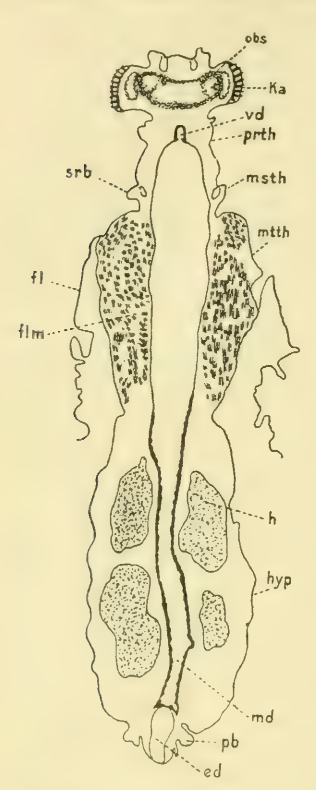
Auf dem nächsten Stadium (Taf. VIII, Fig. 30) bemerkt man, daß die Kerne der imaginalen Zellen inzwischen ebenfalls stark herangewachsen sind. Sie haben voneinander ungefähr gleiche Abstände und befinden sich stets am distalen Ende ihrer Zellen. Ihr Chromatin ist gleichmäßig in Gestalt feiner Körner über den ganzen Kernraum verteilt (Taf. VIII, Fig. 30 *ik*). Das Protoplasma der imaginalen Zellen zeigt auf diesem Stadium homogene, hyaline Beschaffenheit. Zellgrenzen sind nicht wahrzunehmen (Taf. VIII, Fig. 30 *ik*). Distal vor der Mehrzahl der imaginalen Kerne befinden sich kleine Höcker, die einen dunkeln, unregelmäßig gestalteten Körper enthalten: die Reste der larvalen Drüsenzellen mit ihren Kernen (Taf. VIII, Fig. 30 *bz* und *lk*). Ihr Plasma ist dunkler, als das der darunterliegenden imaginalen Zellen. Eine scharfe Trennungslinie zwischen beiden ist indes nicht vorhanden. An die Basalmembran sieht man, hier zum ersten Mal, zerstreute Mesodermzellen von außen angelagert (Taf. VIII, Fig. 30 *mz*). Sie stellen in ihrer Gesamtheit die spärliche Anlage einer Muskularis dar. Von der Fläche gesehen, sollen die einzelnen Zellen, nach NASSONOV, reich verästelt sein, so daß sie das Darmrohr als feines Netz umspinnen.

Im folgenden muß die Darstellung der Darmentwicklung für Thorax und Abdomen gesondert durchgeführt werden, da sich in diesen Stadien gewisse Unterschiede zwischen beiden Darm-

abschnitten bemerkbar machen. In Taf. VIII, Fig. 31, einem Querschnitt durch die thorakale Darmregion einer jungen Puppe, sieht man, daß die distalen Enden der larvalen Drüsenzellen samt den Kernüberbleibseln in das Darmlumen abgestoßen worden sind. An einer Stelle steht noch eine Larvenzelle in Verbindung mit der imaginalen Zellschicht. Zwischen beiden hat sich eine Vakuole gebildet, deren Vergrößerung wohl schließlich die Loslösung des distalen Anhängsels zur Folge hat. Die in dem Darminneren angehäuften Überreste des Larvenepithels lassen noch teilweise ihre Herkunft erkennen, namentlich die Kerne. Das meiste ist dagegen schon in eine körnige Masse zerfallen, die dann zu einer breiigen Substanz weiterverarbeitet wird. Das gesamte vom Abbau herrührende Material, das eben beschrieben wurde, ist identisch mit dem „gelben Körper" WEISMANNS. Das imaginale Epithel ist ziemlich nieder und seine Kerne sind klein und wenig zahlreich. Auch scheint sich eine Muskularis noch nicht angelagert zu haben. Ein Schnitt durch das Abdomen einer Puppe vom gleichen Stadium wie jenes von Fig. 31 (Taf. VIII), ein Längsschnitt, zeigt, daß das Larvenepithel hier bereits vollständig verschwunden ist, und auch im Darmlumen sind nur noch spärliche Überreste davon, meist feinste Körnchen, zu bemerken (Taf. VIII, Fig. 32). Die imaginalen Kerne haben sich, soweit sie in eine ellipsoide Gestalt übergegangen sind, mit ihrer großen Achse parallel zur Darmachse eingestellt und sind gegen früher (Taf. VIII, Fig. 30) etwas kleiner geworden.

Um die Beziehungen zwischen thorakalem und abdominalem Mitteldarm besser überblicken zu können, betrachten wir einen Frontalschnitt, der durch ein Tier eines etwas späteren Stadiums als Fig. 32 (Taf. VIII) geführt ist (Textfig. 8). Es ist eine Puppe, die nicht mehr weit vom Ausschlüpfen entfernt war. Man sieht den Darm auch auf diesem Stadium noch als gerades, ausgestrecktes Rohr den Körper durchziehen. Das Lumen des Mitteldarmes kommuniziert aber nicht mit dem des Enddarmes, sondern beide Darmabschnitte enden an den einander zugekehrten Enden blind. Im Abdomen besitzt der Enddarm im allgemeinen konstante lichte Weite, fängt aber im ersten Abdominalsegment an sich zu verbreitern und erreicht hierauf seine größte lichte Weite im vorderen Teile des Mesothorax. Hier ist sein Durchmesser doppelt so groß wie im Abdomen. Von nun ab verengt er sich wieder, wird aber nicht mehr so schmal wie im Abdomen und geht schließlich in den engen Vorderdarm über. Ferner läßt

sich diesem Frontalschnitt entnehmen, wie die Darmwandung allmählich nach vorn dünner wird. Darüber orientieren indes genauer und zuverlässiger die Fig. 33*a*, *b*, *c* (Taf. VIII). Sie stellen Stücke des Darmepithels der in Textfig. 8 abgebildeten Puppe dar, und zwar aus dem Prothorax (*a*), Metathorax (*b*) und dem mittleren Abdomen (*c*) bei gleicher, sehr starker Vergrößerung gezeichnet. Im Prothorax (Taf. VIII, Fig. 33*a*) sind die Zellen außerordentlich flach, die Kerne nur spärlich vorhanden und lang ausgezogen. Das metathorakale Stück zeigt bereits höheres Epithel mit zahlreichen Kernen. Diese besitzen eine mittlere helle Zone, die hier zum ersten Male auftritt. Die innere Darmoberfläche ist deutlich gewellt, und zwar liegen die Erhebungen meistens vor Kernen. Im Abdomen ist der imaginale Darm am besten ausgebildet. Das zeigt sich zunächst in der beträchtlichen Höhe der Epithelzellen, die etwa viermal so hoch sind als im Prothorax. Die Kerne liegen nahe beisammen, so daß auf denselben Raum ungefähr 2½mal so viel Kerne entfallen, die außerdem die anderen an Größe beträchtlich übertreffen. Sie zeigen ferner die Tendenz, sich radial einzustellen, indem sie gleichzeitig gegen die innere Darmwand rücken.



Textfig. 8. Frontalschnitt durch eine nahezu ausgewachsene Puppe. Komp. Ok. 4. Obj. a* (Zeiss). (Mit ABBEschem Zeichenapparat entworfen.) *ed* Enddarm; *pb* Penis-Basis; *md* Mitteldarm; *hyp* Hypodermis; *h* Hoden; *mtth* Metathorax; *msth* Mesothorax; *prth* Prothorax; *vd* Vorderdarm; *ka* Komplexauge; *obs* Oberschlundganglion; *srb* Schwingerbasis; *fl* Flügel, gefaltet; *flm* Flügelmuskel.

Für den ganzen Mitteldarm ist auf diesem Stadium noch charakteristisch, daß sich in ihm Zellgrenzen nicht nachweisen lassen und daß die Muskularis auch jetzt noch keine geschlossene Schicht bildet. Sie läßt sich zwar nunmehr bis in die äußersten Teile des Prothorax verfolgen; indes werden die Muskelzellen nach dem oralen Pol zu spärlicher. Sie zeigen durchweg eigentümliche Fortsätze, die sich aber nicht alle der Darmwandung anschmiegen, sondern auch teilweise in das den Darm umgebende Fett-

gewebe hineinragen (Taf. VIII, Fig 33 *mg*). Aus der histologischen Beschaffenheit dieser Muscularis zu schließen, ist sie nicht befähigt, durch Kontraktion auf den Darm einzuwirken, etwa peristaltische Bewegungen auszuüben.

Die Bilder der Darmentwicklung während der Puppenruhe zeigen uns somit, daß im Thorax die larvalen Zellen sich länger erhalten als im Abdomen, während dort gleichzeitig die basalen imaginalen Zellen in ihrem Wachstum zurückbleiben. Degeneration und Regeneration des Mitteldarmepithels schreiten somit von vorn nach hinten fort.

Aus den Abbildungen Taf. VIII, Fig. 33 *a*, *b*, *c* und Textfig 8 geht ferner hervor, daß es keine äußere mechanische Kraft ist, die den Mitteldarm in seinem vorderen Abschnitt stark erweitert, und dadurch naturgemäß seine Wandung dünner machen würde, daß also etwa durch Dilatation der Muskel- oder Darmepithelzellen die Erweiterung des Darmrohres bewirkt würde. Einer derartigen Erklärung widerspricht der allmähliche Übergang von hohem in niederes Epithel und der Umstand, daß dem größten Durchmesser des Darmrohres (Mesothorax) nicht die kleinste Wandstärke (Prothorax), entspricht und daß schließlich auch die Kerne sukzessive kleiner werden. Man hat infolgedessen die Größenverschiedenheit auf innere Ursachen, auf Wachstumsvorgänge, zurückzuführen.

Auf dem eben geschilderten Stadium (Textfig. 8, Taf. VIII, Fig. 33 *a, b, c*) kommen manche Puppen zum Ausschlüpfen. Andere dagegen bleiben auf dieser Entwicklungsstufe nicht stehen. Diese zeigen dann schließlich eine in der angegebenen Richtung weiter fortgeschrittene Ausbildung des Mitteldarmrohres. So sieht man in Taf. VIII, Fig. 34 ein Stück eines Querschnittes durch den hinteren Teil des Abdomens einer gut ausgebildeten Imago. Was hier (Taf. VIII, Fig. 34) im Vergleich mit Taf. VIII, Fig. 33 *c* besonders auffällt, ist die eigentümliche Anordnung und Form der Kerne. Diese haben sich nämlich alle senkrecht zur Darmoberfläche eingestellt unter gleichzeitiger Streckung in der radialen Richtung. Ferner zeigen die Kerne, gerade wie das früher für die larvalen degenerierenden Kerne beschrieben wurde, nach ihrem basalen Ende zu hufeisenförmige Ausschweifungen. Es ist nicht unmöglich, daß der Raum zwischen den Schenkeln des Hufeisens mit jener auf Taf. VIII, Fig. 33 beschriebenen hellen Zone identisch ist. Jedenfalls kommen auch hier wieder Kernbilder zustande, die an amitotische Kernteilungsfiguren erinnern. Es

ist indes wahrscheinlicher. daß es sich in diesem Falle nur um Formveränderungen degenerierender Kerne handelt, die mit deren Teilung nichts zu tun haben. Auch fehlt mir hier wie dort der Beweis für die tatsächliche Existenz einer direkten Kernteilung.

In diesem Stadium (Taf. VIII, Fig. 34) zeigen sich die Zellen des imaginalen Darmepithels deutlich durch helle Partien zwischen den sich dunkel färbenden Plasmabezirken voneinander abgegrenzt, während ich in den früheren Stadien Zellgrenzen nicht nachweisen konnte. Nach außen ist die Begrenzung des Epithels durch die deutlich ausgeprägte Basalmembran gegeben, an die sich die Muscularis anschließt, die immer noch aus unzusammenhängenden Zellen besteht. Sie gleicht den Bildern, die Karawaiew (1898) von jungen Entwicklungsstadien (eben eingesponnenen Larven) von Lasius flavus gibt (vgl. dessen Fig. 10) und kann deshalb als auf dem Anfangsstadium der Entwicklung stehen geblieben betrachtet werden.

Dieses Darmepithel wird nach vorn flacher, geht aber nicht mehr in ein Plattenepithel über, sondern hört vollständig auf im Metathorax, um erst wieder kurz vor dem ektodermalen Vorderdarm anzufangen. Es fehlt also der Darm fast im ganzen Thorax. Während nämlich das Epithel im Abdomen in der angegebenen Weise sich weiter entwickelt (von Taf. VIII, Fig. 33 zu Fig. 34), bleibt es im Thorax auf dem Zustand von Taf. VIII, Fig. 33 *a* und *b* stehen und fällt schließlich der Auflösung anheim. Man findet hier an Stelle des Darmes nur eine sich schwach färbende, strukturlose Masse oder gar nichts mehr von ihm. Das allmähliche Aufhören des Darmes steht im Einklang mit dem früher erwähnten steten Flacherwerden des Epithels gegen die vorderen Regionen des Darmes zu, und es scheint mir daher die Auflösung des thorakalen Mitteldarmes durch den Organismus von langer Hand her vorbereitet zu sein.

Der Versuch einer Erklärung für diese teilweise Darmauflösung wurde schon auf p. 126 und 127 gemacht. Hier möchte ich dazu noch einen Punkt nachtragen, nämlich die Frage zu beantworten suchen, warum gerade die thorakale Region der Auflösung anheimfällt. Der Grund dafür liegt wahrscheinlich darin, daß infolge der mächtigen Entwicklung der Flügel- (und Schwinger-) Muskulatur äußerste Raum- und Materialausnützung in der Puppe notwendig wird, so daß entbehrliche Organe dem Aufbau der unbedingt erforderlichen geopfert werden. Der Darm ist nun tatsächlich für die männliche Imago überflüssig, da das Tier nur

wenige Stunden lebt (2—3 Stunden), was sich ferner auch daran zeigt, daß der Mitteldarm auch im Imagozustand nicht mit dem Enddarm in offener Verbindung steht. Die Flügel sind dagegen das wichtigste, wenn nicht ausschließliche Fortbewegungsorgan, das somit unter allen Umständen gekräftigt werden muß. Das Zurückbleiben des thorakalen Mitteldarmes im Wachstum wäre demnach als Korrelativerscheinung, als Hemmung, aufzufassen, die durch die überhandnehmende Muskulatur bedingt ist, und die gänzliche Zerstörung dieses Abschnittes als ein Moment in der Anpassung unseres Fächerflüglers an den Flug.

Die Mitteldarmentwicklung zeigt also im großen und ganzen die für Insekten bekannten histolytischen und histogenetischen Veränderungen. Sie verlaufen aber im einzelnen so eigentümlich, daß sie eine engere Beziehung zu irgend einem anderen bisher beschriebenen Insektentypus nicht erkennen lassen.

Zusammenfassung.

Die vorliegenden Untersuchungen über die nachembryonale Entwicklung der Extremitäten, des Komplexauges, des Oberschlundganglions und des Mitteldarms von Xenos Rossii ergaben folgende Resultate, die hier noch einmal kurz zusammengefaßt seien:

1. Die erste Anlage der Extremitäten ist eine runde Hypodermisverdickung. An ihrer Innenfläche bildet sich eine Höhlung, die zum späteren Extremitätenlumen wird. Hierauf tritt außen um die Verdickung eine Ringfurche auf, die sich zum Peripodalraum vertieft. Die Peripodalraumbildung ist also eine sekundäre. Das Mesoderm der Extremitäten leitet sich von mesodermalen Wanderzellen ab, die sich schon im eben auftretenden Extremitätenlumen vorfinden. Die mesothorakale dorsale Extremitätenanlage ist der metathorakalen vollständig homolog, und der Schwinger ist somit als umgewandelter Flügel anzusehen.

2. Das Komplexauge geht aus einer lateralen Verdickung der einschichtigen Hypodermis des Kopfes hervor. Die einzelnen Ozellen differenzieren sich aus dieser in der Weise, daß zuerst die einschichtige Retina gebildet wird, über der sich sekundär durch Überwachsung von undifferenzierten Hypodermiszellen die Corneagenschicht ausbreitet. Die Sehzellenschicht erzeugt Stiftchensaum und Postretinalfasern, die corneagenen Zellen die bikonvexe Linse. Dazu kommt noch eine einzige Lage von Pigmentzellen, die zunächst den seitlichen Rand der Cornea umsäumen

und sich später in Form eines Trichters anordnen, auf dessen Grund die Corneagenzellen liegen, und dessen Inneres die Linse einnimmt. Das Pigment des Komplexauges entsteht an Ort und Stelle, eine Wanderung von Pigment aus dem Larvenauge ist nicht nachweisbar. Man trifft das Pigment in zwei histologisch und physiologisch gesonderten Elementen des Ozellus an: in den Retinazellen und in den als Iris funktionierenden Pigmentzellen. Der Zwischenraum zwischen den einzelnen Ozellen wird von langgestreckten Stützzellen eingenommen, die sich von den ersten Hypodermiszellen durch Form und Funktion am wenigsten unterscheiden. Zuletzt werden von besonderen unpigmentierten Zellen die pinselförmigen Haare ausgeschieden, die zwischen je drei aneinander stoßenden Ozellen stehen.

3. Das Oberschlundganglion besteht auf den frühesten Larvenstadien aus zwei zur Körperlängsachse symmetrisch gelagerten, oblongen Teilen. Jede dieser Hälften sendet lateralwärts eine Nervenfaser aus, deren distales Ende schließlich an die Hypodermis stößt an der Stelle, an der später das Komplexauge sich entwickelt. Diese seitliche Nervenfaser besitzt zwei Anschwellungen, eine distale und eine proximale. Die distale wird im weiteren Verlauf der Entwicklung zur subretinalen Nervenbündelschicht. Ihr liegt kaudalwärts das larvale Auge auf, das aus der Hypodermis im frühesten Larvenstadium auswandert. Die proximale Verdickung liefert die beiden Ganglienzellenschichten, die drei Markmassen und die drei Kreuzungen.

4. Der Mitteldarm ist ein gerades, ungefähr in der Richtung der Körperlängsachse liegendes Rohr, dessen Lumen nach vorn kontinuierlich, ohne Verschlußklappe, in das des ektodermalen Vorderdarms übergeht, während er hinten blind endet. Die Darmwandung besteht bei den jüngsten Larvenstadien aus einer einzigen Schicht großer, gleichartiger Drüsenzellen (etwa neun auf einem Querschnitt), die einer strukturlosen Basalmembran aufsitzen. Dazwischen finden sich kleine, indifferente Zellen in der äußeren Peripherie der Darmwand vor. Von diesen wachsen einige zu larvalen Drüsenzellen heran, die sich von den zuerst vorhandenen nur durch ihre etwas geringere Größe unterscheiden. Der andere Teil jener Zellen funktioniert als imaginale Epithelmutterzellen. Sie ersetzen das gegen das Ende des Larvenstadiums in Zerfall geratende Larvenepithel, dessen Reste man schließlich im Darmlumen der Puppe als meist formlose Masse antrifft. Aber die Epithelmutterzellen differenzieren sich nicht, wie das bei den In-

sekten üblich ist, zu funktionsfähigem Drüsenepithel um, sondern lösen sich bei den weitest entwickelten Individuen im Thorax ganz auf, während sie im Abdomen zwar bestehen bleiben, aber auch dort den Eindruck der Degeneration machen.

Während der Puppenruhe tritt ferner eine spärliche Muscularis auf, ohne indes ein funktionsfähiges Stadium zu erreichen.

Wenn man von diesen Untersuchungen sich irgendwelche Hinweise auf die Stellung der Strepsipteren im System versprochen hat, so haben sie diese Erwartungen nicht erfüllt. Denn die hier beschriebenen Vorgänge während der postembryonalen Entwicklung zeigen keine ausschließliche Übereinstimmung mit einer unserer Insektenordnungen. Sie weisen vielmehr Anklänge an die verschiedensten Insektentypen auf. Die Frage, ob dieses Verhalten durch die Annahme eines relativ hohen Alters der Strepsipteren erklärt werden darf, eine Ansicht, zu deren Unterstützung ja gewisse entwicklungsgeschichtliche Tatsachen angeführt werden könnten, möchte ich hier nicht diskutieren, da die Entwicklungsgeschichte allein diese Annahme nicht zwingend erscheinen läßt. Außerdem darf bei der Entscheidung dieser Frage nicht unberücksichtigt bleiben, daß man in den Strepsipteren dem Parasitismus extrem angepaßte Tiere zu sehen hat, eine Faktor, der gewiß ihre Umgestaltung auf das wesentlichste beeinflußt hat.

Schließlich sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Professor Weismann, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen für die mannigfache Anregung und das gütige Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte. Auch meinem Freunde, Herrn Privatdozent Dr. Kühn, sei hier besonders gedankt für die vielen wertvollen Ratschläge und die Anteilnahme an meinen Untersuchungen, ebenso Herrn Professor Dr. W. Schleip.

Erklärung der Tafelabbildungen.

Sämtliche Abbildungen wurden mit dem Abbéschen Zeichenapparat entworfen. Für die schwächeren Vergrößerungen wurden Leitzsche Linsen verwandt. Die Kompensationsokulare und die Ölimmersionssysteme waren von C. Zeiß.

Häufig wiederkehrende Bezeichnungen für Figg. 1—8.

ch Chitincuticula
el Extremitätenlumen
flg Flügelanlage
hyp Hypodermis
is Imaginalscheibe
mz Mesodermzellen
pm Peripodalmembran
pr Peripodalraum
srg Schwingeranlage
st Stigma
tr Trachee
trst Tracheenast

Tafel V.

Fig. 1. Querschnitt durch die rechte, mesothorakale Beinanlage einer jungen Larve. *hypk* Kern einer Hypodermiszelle. *isk* Kern einer Zelle der Imaginalscheibe. Komp.-Ok. 4. Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 2. Querschnitt durch die rechte Schwingeranlage einer älteren Larve. *vpr* ventraler Teil des Peripodalraumes. *dpr* dorsaler Teil des Peripodalraumes. Ok. 2. Obj. 6.

Fig. 3. Querschnitt durch die linke Flügelanlage derselben Larve. Die Pfeile geben die Richtung der Einsenkung des Peripodalraumes resp. des Extremitätenlumens an. *vpr* ventraler Teil des Peripodalraumes. *dpr* dorsaler Teil des Peripodalraumes. Ok. 2. Obj. 6.

Fig. 4. Querschnitt durch die linke Beinanlage einer Larve, die ihrem Alter nach zwischen die von Fig. 1 und jene von Figg. 2 und 3 einzureihen ist. *a* äußerer Rand des Peripodalraumes. *i* innerer Rand des Peripodalraumes. Ok. 2. Obj. 6.

Fig. 5. Querschnitt durch die rechte mesothorakale Beinanlage der Larve, von welcher auch Figg. 2 und 3 herrühren. Ok. 0. Obj. 6.

Fig. 6. Querschnitt durch eine etwas ältere, rechte metathorakale Beinanlage. Ok. 2. Obj. 6.

Fig. 7. Querschnitt durch eine linke Schwingeranlage. *v* ventraler Teil. *d* dorsaler Teil. Ok. 2. Obj. 6.

Fig. 8. Querschnitt durch die rechte Flügelanlage derselben Larve wie Fig. 7. *hpm* hinterer Teil der Peripodalmembran. *vpm* vorderer Teil der Peripodalmembran. Ok. 2. Obj. 6.

Allgemeine Bezeichnungen für die Figg. 9—19.

c Cornea
cz Corneagenzellen
hh der die Ozellenanlage umgebende helle Hof
hyp Hypodermis
hz Haarzelle
hzk Kern der Haarzelle
lg Larvenauge
lpg Pigment des Larvenauges
oclg Ozellusanlage
ph Puppenhaut
prc Processus corneae
pz Pigmentzelle
prfs Postretinalfasern
rpg Retinapigment
subs subretinale Nervenbündelschicht
st Stiftchensaum
stz Stützzelle
sz Retinazelle
vk Vakuole

Die Abbildungen 10—18 stellen Längsschnitte durch Ozellenanlagen vor, wie man sie auf Querschnitten durch die Kopfregion erhält, mit Ausnahme von Fig. 16 und 17, die sich aus Frontalschnitten ergaben. Die Figg. 9—17 wurden mit Komp.-Ok. 4 und Ölimmersion 1.5 gezeichnet, Fig. 18 mit Komp.-Ok. 4 und Ölimmersion $^1/_{12}$, Fig. 19 mit Komp.-Ok. 6 und Ölimm. 1.5.

Tafel VI.

Fig. 9. Larvenocellus, tangential angeschnitten, im Begriff, sich aus der Hypodermis loszulösen. Depigmentiert mit GRENACHERscher Flüssigkeit. Nur wenige Pigmentkörner *p* schwach sichtbar.

Fig. 10. Jüngste Anlage eines Komplexaugenozellus. *ch* Chitincuticula.

Fig. 11. Wenig ältere Anlage als Fig. 10.

Fig. 12. Zwei Ozellen, die in der Entwicklung etwas weiter fortgeschritten sind. Die rechte Anlage ist tangential getroffen.

Fig. 13. Zwei tangential angeschnittene Ozellen einer wenig älteren Larve.

Fig. 14. Schnitt durch einen Ozellus der linken Kopfseite, dorsal gelegen, von einer ausgewachsenen Larve herrührend.

Fig. 15. Schnitt durch einen Ozellus desselben Komplexauges wie Fig. 14, aber aus der ventralen Region. *tr* Trachee.

Fig. 16. Ozellus einer Puppe. *s* Sekret der Corneagenzellen.

Fig. 17. Ozellus einer etwas älteren Puppe als Fig. 16.

Fig. 18. Zwei Ozellen einer älteren Puppe, die nicht mehr weit vom Ausschlüpfen entfernt ist.

Fig. 19. Eines von den zwischen den Ozellen des Komplexauges stehenden Haaren einer älteren Puppe. *fr* Chitinfransen des Haares.

Allgemeine Bezeichnungen für die Figg. 20—23.

ags äußere Ganglienzellenschicht
che äußere Kreuzung
chm mittlere Kreuzung
chi innere Kreuzung
ck Zentralkörper
coe Konnektiv des Oberschlundganglions mit dem Unterschlundganglion
fm Fasermasse
h Hemisphären
hlg mesodermale Hülle des Larvenauges
igs innere Ganglienzellenschicht
lg Larvenauge
ln Nerv des Larvenauges
lopt Lobus opticus
lpr Lobus protocerebralis
mme äußere Fibrillärmasse
mmm mittlere Fibrillärmasse
mmi innere Fibrillärmasse
nl Neurilemma
prfs Postretinalfasern
subs subretinale Nervenbündelschicht
tr Tracheen

Tafel VII.

Fig. 20. Querschnitt durch das Oberschlundganglion einer jungen, ungefähr 1 mm großen parasitären Larve. Die Schlundkommissur ist punktiert, da sie nicht in einer Ebene liegt mit den Hemisphären. Komp.-Ok. 4. Ölimm. 1.5.

Fig. 21. Querschnitt durch den Kopf einer etwa 1,2 mm großen Larve. *hyp* Hypodermis. *d* Vorderdarm. *pl* proximale Verdickung des Lobus opticus. *kpt* keulenförmige Endverdickung des Lobus opticus. Ok. 2. Obj. 6.

Fig. 21 a. Die rechte Seite der Fig. 21 stärker vergrößert und mit einem benachbarten Schnitt kombiniert. *hyp* Hypodermis. *kpt* keulenförmige Endverdickung des Lobus opticus. *ktl* Kernteilungsfiguren in der Hypodermis an der Stelle der späteren Komplexaugenanlage. *pl* proximale Verdickung des Lobus opticus. *mz* Mesodermzellen. Komp.-Ok. 4. Ölimm. 1.5.

Fig. 22. Querschnitt durch das Oberschlundganglion und einen Teil der rechten Komplexaugenanlage einer wenig älteren Larve als in Fig. 21. *oc* Anlage der Ozellen. Komp.-Ok. 4. Obj. 6.

Fig. 23. Kombinierter Querschnitt durch das Oberschlundganglion und ein Stück der rechten Komplexaugenanlage einer fast ausgewachsenen Larve. *oc* Anlagen von Ozellen. *st* Stiftchensaum einer Ozellenanlage. Ok. 0. Obj. 6.

Allgemeine Bezeichnungen für die Figg. 24—34.

bm Basalmembran
dz große larvale Drüsenzelle
ik Kerne der Epithelmutterzellen
ip Zellen des imaginalen Darmepithels, zwischen deren homogenem Plasma Zellgrenzen nicht wahrzunehmen sind
iz Epithelmutterzellen
k Kerne der larvalen Epithelzellen
kk Körnchenkugeln
kz kleine larvale Drüsenzelle
lk degenerierter larvaler Kern
lz degenerierte larvale Epithelzelle
mz mesodermale Muskelzelle
pz kernloser Lappen einer larvalen Epithelzelle

Tafel VIII.

Fig. 24. Querschnitt durch den Mitteldarm im vorderen Teil des Abdomens einer jungen, parasitären Larve. Komp.-Ok. 4. Ölimm. 1.5.

Fig. 25. Querschnitt durch den Mitteldarm im mittleren Abdomen. Wenig älter als Fig. 24. Komp.-Ok. 4. Ölimm. 1.5.

Fig. 26. Querschnitt durch den Mitteldarm einer etwas älteren Larve als Fig. 25. *hk* hufeisenförmiger Kern. Ok. 2. Obj. 6.

Fig. 27. Eine Partie aus dem Querschnitt der Fig. 26, stärker vergrößert *hh* heller Hof um die larvalen Drüsenzellen. Komp.-Ok. 4. Ölimm. 1.5.

Fig. 28. Querschnitt durch den hinteren Teil des abdominalen Mitteldarms einer älteren Larve. *v* radiäre Vakuole. Komp.-Ok. 4. Obj. 6.

Fig. 29. Querschnitt durch den Mitteldarm im vorderen Abdomen einer ausgewachsenen Larve. Ok. 2. Obj. 6.

Fig. 30. Längsschnitt durch den Mitteldarm des ersten Abdominalsegments einer ganz jungen Puppe. Komp.-Ok. 4. Ölimm. 1.5.

Fig. 31. Querschnitt durch den thorakalen Mitteldarm einer wenig älteren Puppe als Fig. 31. Komp.-Ok. 4. Ölimm. 1.5.

Fig. 32. Längsschnitt durch den abdominalen Mitteldarm von ungefähr demselben Stadium wie Fig. 31. Komp.-Ok. 4. Ölimm. 1.5.

Fig. 33. Längsschnitte durch den Mitteldarm der in Textfig. 8 abgebildeten Puppe. *hz* helle Zone in den imaginalen Kernen. Komp.-Ok. 4. Ölimm. 1.5. a) Vorderer Prothorax. b) Metathorax. c) Hinterer Teil des Abdomens.

Fig. 34. Querschnitt durch den Mitteldarm aus dem hinteren Teil des Abdomens (8. Abdominalsegment) einer Imago, die ungefähr 2 Stunden nach dem Ausschlüpfen fixiert wurde. *hk* hufeisenförmiger Kern. Komp.-Ok. 4. Ölimm. $^{1}/_{12}$.

Literaturverzeichnis.

Bauer, Victor, Zur inneren Metamorphose des Zentralnervensystems der Insekten. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. XX, 1904.

Berger, Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Arbeiten aus dem Zool. Institut Wien, Bd. I, 1878.

Bertkau, Ph., Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Arthropoden. I. Die Augen der Spinnen. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. XXVII, 1886.

Brues, Charles, Thomas, A Contribution to our knowledge of the Stylopidae. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. XVIII, 1903.

Carrière, Justus, Die Sehorgane der Tiere, vergleichend-anatomisch dargestellt. 1885.

Deegener, Paul, Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von Hydrophilus. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. LXVIII, 1900.

Ders., Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. XX, 1904.

Frenzel, J., Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVI, 1886.

Graber, V., Die Insekten. 1887.

Grenacher, H., Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879.

Haller, Über die Ozellen von Periplaneta orientalis. Zool. Anz., Bd. XXXI, 1907.

Heider, Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus. Jena 1889.

Hentschel, E., Beiträge zur Kenntnis der Spinnenaugen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. XII, 1899.

Johansen, Hermann, Die Entwicklung des Imagoauges von Vanessa urticae L. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. VI, 1893.

Jonescu, C. N., Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLV, 1909.

Jusbaschianz, Simeon, Zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Stratiomyden. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft, Bd. XLVI, 1910.

Karawaiew, Die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavus. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. LXIV, 1898.

Kirchhoffer, Otto, Die Entwicklung des Komplexauges nebst Ganglion opticum von Dermestes vulpinus F. 1. Teil. Archiv für Naturgeschichte, Bd. I, 76. Jahrgang, 1910.

KOLBE, Einführung in die Kenntnis der Insekten. 1893.

KOWALEVSKY, A., Beiträge zmr Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. XLV, 1887.

KRÜGER, EDGAR, Über die Entwicklung der Flügel der Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Deckflügel der Käfer. Inaug.-Diss., Göttingen 1898.

LEYDIG, F., Das Auge der Gliedertiere. Tübingen 1864.

LINK, EUGEN, Über die Stirnaugen der Neuropteren und Lepidopteren. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. XXVII, 1909.

Ders., Über die Stirnaugen der hemimetabolen Insekten. Zool. Jahrb., Abt. für Anat. u. Ont., Bd. XXVII, 1909.

MICHELS, H., Nervensystem von Orycetes nasicornis im Larven-, Puppen- und Käferzustand. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. XXXIV, 1880.

NASSONOV, N. V., Untersuchungen zur Naturgeschichte der Strepsipteren. Aus dem Russischen übersetzt von A. v. SIPIAGIN. 1910.

PANKRATH, OTTO, Das Auge der Raupen und Phryganiden. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. XLIX, 1890.

PATTEN, Studies on the eyes of Arthropods. Development of the eyes of Vespa. Journ. of Morph., Vol. I, 1887, Vol. II, 1888.

PÉREZ, CHARLES, Histogénèse des muscles alaires chez les muscides. C. R. Soz. Biol. Paris, Tome LXIII, 1907.

REDIKORZEW, W., Untersuchungen über den Bau der Ozellen der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXVIII, 1900.

VAN REES, J., Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von Musca. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. III, 1888.

REITZENSTEIN, Frhr. W. v., Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnaugen von Periplaneta orientalis und Cloëon. Zool. Jahrb., Abt. für Anat. u. Ontog., Bd. XXI, 1905.

RENGEL, Über die periodische Abstoßung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels bei Hydrophilus, Hydrobius und Hydrous. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. LXIII, 1898.

RUSS, ERNEST. ALEX., Die postembryonale Entwicklung des Darmkanals bei den Trichopteren (Anabolia laevis). Zool. Jahrbücher, Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. XXV, 1908.

SEILER, WILHELM, Beiträge zur Kenntnis der Ozellen der Ephemeriden. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. XXII, 1906.

SICHERER, OTTO v., Die Entwicklung des Arthropodenauges. Sitzungsberichte der Gesellschaft f. Morphologie u. Physiologie in München, Bd. XXIV, 1908.

SIEBOLD, v., Über Strepsiptera. Archiv f. Naturgeschichte, Bd. IX, 1843.

STROHM, KARL, Die zusammengesetzten Augen der Männchen von Xenos Rossii. Zool. Anzeiger, Bd. XXXVI, 1910.

TOWER, W. L., The Origin and Development of the Wings of Coleoptera. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. XVII, 1903.

Verson, Zur Entwicklung des Verdauungskanals beim Seidenspinner. Zoolog. Anz., Bd. XXI, 1898.

Viallanes, H., Sur quelques points de l'histoire du développement embryonaire de la mante religieuse. Ann. Sc. Nat. Zool., Tome XI, 1891.

Ders., Histologie et développement des Insectes. Annales de Sciences Naturelles Zoologie, Tome XIV.

Wagner, K., Die Herkunft des Eipigments der Amphibien. Zool. Anz., Bd. XXXV, Nr 17, 1910.

Wahl, Bruno, Über das Tracheensystem und die Imaginalscheiben der Larve von Eristalis tenax. Arbeiten aus dem Zool. Inst. der Universität Wien, Bd. XII, 1900.

Ders., Über die Entwicklung der hypodermalen Imaginalscheiben im Thorax und Abdomen der Larve von Eristalis tenax. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LXX, 1901.

Weismann, Die Entwicklung der Dipteren. 1864.

Zavřel, Jan, Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnaugen (Stemmata) von Vespa. Sitzungsberichte und Jahresbericht der Böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften, Math.-naturwiss. Klasse, 1902.

Zimmer, C., Die Facettenaugen der Ephemeriden. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LXIII, 1898.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Buchdruckerei Ant. Kämpfe, Jena.

JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT ZU JENA

FÜNFZIGSTER BAND

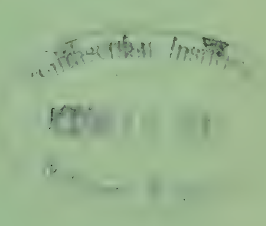
NEUE FOLGE, DREIUNDVIERZIGSTER BAND

ZWEITES HEFT

MIT 7 TAFELN UND 65 FIGUREN IM TEXT

Inhalt:

PREIS: 20 MARK





JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1913

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.
Ausgegeben am 15. Juli 1913.

Vergleichende Untersuchungen über

das Gehirn, die Kopfnerven und die Kopfdrüsen des gemeinen Ohrwurms (Forficula auricularia L.)

mit Bemerkungen über die Gehirne und Kopfdrüsen eines Springschwanzes (Tomocerus flavescens Tullb.), einer Termitenarbeiterin (Eutermes peruanus f. aequatorianus Holmgr.) und der indischen Stabheuschrecke (Dixippus morosus).

Von

K. F. Kühnle, Eßlingen a. N.

Mit Tafel IX—XIII und 39 Figuren im Text.

(Aus dem zoologischen Institut der Technischen Hochschule Stuttgart.)

Gliederung.

Innerhalb aller Abschnitte ist der Stoff nach folgenden Gesichtspunkten gegliedert: 1. Lage und Abgrenzung des Gehirnteils. 2. Form und Größe. 3. Struktur. 4. Zellrinde (Schichtzahl, Fehlen, Zellgröße und Zellfärbung). 5. Einströmungen. 6. Beziehungen zu den übrigen Hirnteilen: a) Verschmelzungen, b) Faserbrücken. 7. Zugehörige Nerven (Ursprung, Dicke, Verlauf, Verzweigungen, Bestimmung, Zugehörigkeit, Homologisierung).

Zum Vergleich sind bei jedem einzelnen Punkt vor allem die Gehirne niederer Insekten herangezogen, nämlich: 1. Lepisma; 2. Tomocerus; 3. Oedipoda, Caloptenus und Melanoplus; 4. Gryllotalpa und Gryllus; 5. Forficula; 6. Dixippus; 7. Periplaneta; 8. Eutermes; sodann auch 9. Camponotus, Myrmica, Lasius; 10. Apis, Vespa; 11. Dytiscus; 12. Fulgora.

Zum Aufsuchen von Einzelheiten s. die Tabelle auf p. 165.

Einleitung.

Unter den zahlreichen Untersuchungen, welche sich auf Insektengehirne beziehen, kann man drei Gruppen unterscheiden. Erstens die Arbeiten der älteren Zeit, in welcher die Technik noch nicht soweit fortgeschritten war, daß man vollständige Schnittserien durch die Insektengehirne legen konnte. Zweitens die histologischen Arbeiten, welche die moderne Technik benützen und vorzugsweise die Form der Neurone und den Verlauf der Bahnen festzustellen bestrebt sind. Und drittens die neueren

Arbeiten, in welchen die anatomischen Befunde unter biologischen und speziell tierpsychologischen Gesichtspunkten betrachtet werden[1]).

Wohl konnten viele Teile des Gehirns schon von den älteren Autoren (Dujardin 1850, Leydig 1864, Rabl-Rückhard 1875, Dietl 1876, Berger 1878, Flögel 1878) erkannt werden, aber die Verbindungen der Teile wurden erst durch die histologischen Studien aufgeklärt; es sind in dieser Hinsicht vor allem die Arbeiten von Viallanes (1886—1893), Cuccati (1888), Kenyon (1896) und Haller (1904) wichtig.

Zu einer theoretischen Verwertung der Einzelbeobachtungen führt nur die vergleichende Methode, welche nicht allein die phyletische Verwandtschaft der Gattungen und Arten, sondern auch die biologischen Verhältnisse der einzelnen Arten in Betracht zieht. Charakteristisch für diese neuere Richtung sind die Arbeiten von Jonescu und Pietschker (1909 und 1910) über die Gehirne der Bienen und Ameisen, welche auf Veranlassung von Prof. H. E. Ziegler in Jena ausgeführt wurden. Die Vergleichung der drei Gehirnformen innerhalb einer Art, nämlich der Gehirne des ♂, des ♀ und der Arbeiterin bot reichliche Gelegenheit, die Beziehungen zwischen dem Bau des Gehirns und den Lebenstätigkeiten ins einzelne zu verfolgen. Derselben Richtung gehört auch die Arbeit von H. v. Alten an, welcher zahlreiche Hymnopterengehirne vergleichend untersuchte.

In phyletischer Hinsicht mußten die Gehirne der niederen Insekten als besonders wichtig gelten. So untersuchte O. Böttger ebenfalls unter Leitung von Prof. Ziegler das Gehirn von Lepisma saccharina L.

Auch ich ging bei dieser Arbeit, welche ich im Wintersemester 1910 im Zoologischen Institut der Technischen Hochschule in Stuttgart unter Leitung von Prof. Ziegler begonnen habe, von der Absicht aus, die Gehirne niederer Insekten vergleichend zu untersuchen. Ich bearbeitete das Gehirn des sog. Ohrwurmes, Forficula auricularia L., welcher gewöhnlich zu den Orthopteren gestellt und in neuerer Zeit häufig in die besondere Insektenordnung der Dermapteren gebracht wird. Es lagen über dieses Gehirn bisher nur sehr wenige Beobachtungen vor. Die genaue Untersuchung ergab, daß das Gehirn sich ziem-

1) Die wichtigsten Resultate der biologischen Betrachtungsweise sind zusammengefaßt in dem Vortrag von Prof. Ziegler auf der Baseler Zoologenversammlung (1911). (Die Gehirne der Insekten, Naturwiss. Wochenschr. 1912, Bd. XI, Nr. 28.)

lich weit von denjenigen anderer Gradflügler entfernt, und in mancher Hinsicht als ursprünglicher anzusehen ist. In dem Bestreben, ein noch primitiveres Gehirn zu finden, wandte ich mich den Collembolen zu und untersuchte Tomocerus flavescens Tullb.[1]).

Auch von den Phasmiden (Gressorien) war bisher noch kein Vertreter auf den Bau des Gehirns untersucht; ich zog daher die bekannte indische Stabheuschrecke, Dixippus morosus, ebenfalls zum Vergleich heran.

Da mir im Stuttgarter Institut zahlreiche Exemplare einer südamerikanischen Termite, Eutermes peruanus f. aequatorianus Holmgr. zur Verfügung gestellt wurden, versuchte ich die Gehirne dieser Tiere zu bearbeiten, welche wegen des Vergleiches mit den sozialen Hymmopteren besonders interessant erschienen. Das Material erwies sich aber für den vorliegenden Fall als nicht günstig konserviert, so daß ich über die Termitengehirne bloß vereinzelte Beobachtungen machen konnte.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. E. Ziegler, möchte ich auch an dieser Stelle für die Anregung zu dieser Arbeit und für das Interesse, das er ihr entgegenbrachte, herzlich danken.

II. Arbeitsweise.

Während man bei den Wirbeltieren durch die Golgimethode so großartige Erfolge erreicht hat, ist bekanntlich ein zuverlässiges Mittel für die Neuronenfärbung bei den Wirbellosen noch nicht vorhanden. Die Methoden, welche für die Wirbeltiere erprobt sind, lassen sich gewöhnlich nicht auf Wirbellose übertragen, oder es sind die nötigen Modifikationen noch nicht gefunden. Auch bestehen in dieser Hinsicht große Unterschiede unter den Wirbellosen; selbst unter den Tieren einer Klasse, z. B. bei den Insekten, anscheinend sogar unter Tieren derselben Art. Die besonderen Nervendarstellungsmittel, die für ein bestimmtes Insekt gute Resultate liefern mögen, ergeben nämlich nur wenige Prozent brauchbarer Präparate und lassen bei anderen Insekten meist völlig im Stich. Man weiß zunächst nicht, ob dieses „launische“ Verhalten von einer besonderen Empfindlichkeit des Darstellungsmittels (gegen die Durchführungsflüssigkeiten — also von der Behandlung selbst) herrührt, oder — was andere, z. B. Lenhossék, vermuten — von Verschiedenheiten des funktionellen oder Ernährungszustandes der Zelle im Augenblick des Todes.

1) Es dürfte dies neben dem Gehirn des Lederlaufkäfers, Procrustes coriaceus (nach Haller), wohl das einfachste und primitivste Gehirn sein, welches bis jetzt bei Insekten bekannt wurde.

Von einem guten Nervenfärbungsmittel müßte man verlangen: 1. deutliche Differenzierung der Fasern, 2. womöglich elektive Färbung der Elemente, 3. Darstellung des Zusammenhangs der Zellfortsätze mit dem Zellkörper, 4. Unterscheidbarkeit der eigentlichen nervösen Bildungen von anderen, namentlich von Nervenstützgeweben (Glia). Diesen Forderungen wird zurzeit noch kein Darstellungsmittel gerecht.

Leider scheinen meine Versuchstiere, Forficula und Dixippus, zu jenen Arthropoden zu gehören, die für unsere Imprägnationsmethoden gänzlich ungeeignet sind, wie dies O. vom Rath 1894 bereits für eine lange Reihe festgestellt hat (Larve von Tenebrio, Vespa, Apis, Formica, Campodea für die Chromsilbermethoden). Meine Versuche nach den Angaben von Golgi, Cajal (nach E. J. London im Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. LXVI, 1905), Bielschowsky (Neurofibrillenversilberung nach Böhm und Oppel, 1908, § 670, nach Lee und Mayer, 1910, p. 343ff. und nach Zimmermann in der Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie, Bd. XXV, 1908, p. 10) und von Kenyon (Kaliumbichromat — Kupfersulfat — Formol — Silbernitrat s. Journ. Comp. Neurology, Vol. VI, 1896 und Americ. Nat., Vol. XXX, 1896, Vol. XXXI, 1897 oder Jonescu a. O., p. 115) sowie die Versuche mit Vitalfärbung durch Methylenblau nach Ehrlich (Böhm und Oppel, 1908, § 622; Lee und Meyer, 1910, § 294ff.) und durch Alizarin nach Fischel (Internat. Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, Bd. I, 1908, p. 73) blieben ohne Ergebnis. Ich war daher auf die allgemeinen Mittel der Fixierung und Färbung angewiesen.

Von den zahlreichen, für andere Insekten empfohlenen Fixierungsmitteln machte ich die besten Erfahrungen mit Formol und Osmiumsäure. Beide Chemikalien sind in der Nerventechnik seit langem geschätzt. Ich verwendete das Formol ca. 10 %ig in wässeriger Verdünnung und ließ die ganzen weichen Köpfe frisch gehäuteter Tiere durchschnittlich 12 Stunden in der Lösung liegen. Vor dem Entwässern wurde das Formol mit Wasser ausgewaschen. Ich erhielt so z. T. sehr deutliche Differenzierungen der Faserzüge. Doch sind die Ergebnisse durchaus nicht konstant. Vielmehr zeigten sich häufig Quellungen und Vakuolisierung in der Fasersubstanz, ohne daß ich die unmittelbare Ursache hiervon sicher zu erkennen vermochte. Vermutlich greift das Formol bei längerer Einwirkung das Nervengewebe an. Doch sind diese Veränderungen häufig der Unterscheidung einzelner Teile förderlich. Das Formol wäre demnach für die Nervensubstanz ein ,,differenzierendes Fixiermittel" im Sinn Apáthys (Lee und Meyer, 1910, p. 21).

Instruktive Bilder liefert auch die Fixierung und Schwärzung mit „Überosmiumsäure" (Osmiumtetroxyd) und ihren Gemischen, besonders der Flemmingschen Lösung. Sie hat schon in O. vom Rath einen begeisterten Anwalt gefunden (vgl. z. B. „Über Nervenendigungen usw." in ,,Berichte d. Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B.", Bd. IX, 1894, Heft 2, p. 10ff.!). Auch Boettger hat mit Flemmingscher Lösung bei Lepisma gute Ergebnisse erhalten (a. O. p. 814). Die mit Osmiumgemischen erzeugten Bilder

sind aber überraschend verschieden von den Formolbildern. Quellungen und Schrumpfungen scheinen hier nicht vorzukommen. Die Zellen, besonders die Pilzzellen, sind scharf begrenzt, sei es durch Schwärzung ihrer Wände oder wahrscheinlicher der vorbeigehenden Zellfortsätze. Der Zellkörper erscheint merkwürdigerweise sehr hell. Die Fasern bräunen sich zart, aber ziemlich gleichartig und daher unübersichtlich. Bei der geringen Durchdringungskraft der Osmiumsäure müssen bei dieser Arbeitsweise die Gehirne freipräpariert oder doch durch Abtragen der chitinösen Kopfdecke bloßgelegt werden. — Ich versuchte außerdem eine Reihe von Fixierungsmitteln, die für das Zentralnervensystem anderer Insekten empfohlen wurden, die aber bei Forficula keine befriedigenden Präparate lieferten; nämlich Salpetersäure in vielen Konzentrationen und Einwirkungszeiten: 25 %, 10 %, 5 %, 3 %, in wässeriger und in alkoholischer Lösung (empfohlen von JONESCU 1908 für Apis); Sublimatalkohol und Sublimatessigsäure, empfohlen von PIETSCHKER 1910 für Camponotus (a. O. p. 2); GILSONS Gemisch heiß und kalt und in PETRUNKEWITSCHS Modifikation (Zool. Jahrb., 1910, Bd. XIV, Abt. f. Anat. u. Ontog., p. 573), empfohlen von H. v. ALTEN, 1910, a. O. p. 154 und ZENKERsche Lösung. Alkohol 100 % (von PIETSCHKER empfohlen) gibt manchmal sehr brauchbare Bilder. Ungenügend war die Fixierung mit HENNINGS Gemisch in der Abänderung von JONESCU (a. O. p. 120, Zeitschr. f. wiss. Mikr., Bd. VII, 1900 und Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXVI, 1904). Übrigens scheint diese Lösung auch bei anderen Insekten zu versagen (vgl. H. v. ALTEN, 1910, a. O. p. 514; O. BÖTTGER, 1910, a. O. p. 814). Ebenso bot HOFFMANNS Mischung (Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LXXXIX, p. 683), die ich für die Collembolen versuchte, keine besonderen Vorteile für die Erkennung des Faserverlaufes.

Bekanntlich bereitet das harte Chitin der Insektenkopfkapsel meist Schwierigkeiten beim Schneiden und stellt mindestens die Gewinnung lückenloser Serien in Frage. Da die Präparation des Gehirns einige Übung verlangt und da das Schneiden des ganzen Kopfes an und für sich aus vielen Gründen vorzuziehen ist, so versuchte ich es lange mit den empfohlenen Chitinweichungsmitteln. Obwohl alle diese Versuche ohne Erfolg blieben, halte ich es für nützlich, in Kürze die verwendeten Chemikalien aufzuführen. Ich benutzte Kaliumhypochlorit (KClO „Javellesches Wasser") und Natriumhypochlorit (NaClO „Laberraques Wasser"), beides konzentriert und in wässeriger Verdünnung 1:4 (Zool. Anz., 1885, p. 333; LEE und MEYER, 1910, § 821); Höllenstein und Zitronensäure nach SCHMIDT (Zeitschr. f. wissensch. Mikr., 1910, p. 215); Formol nach HAMANN (LEE und MEYER, 1910); Paraffin von 60° 48 Stunden (!) lang flüssig nach GÜNTHER (LEE und MEYER, 1910), HENNINGS Gemisch, Salpetersäure 25 %, 10 %, 5 %, 3 %, wässerig und alkoholisch, und absoluten Alkohol, der allmählich mit 49 %iger Salpetersäure bis zu 12 % angesäuert wurde (LEE und MEYER, 1910). Besonders Salpetersäure schien mir geeignet, da sie ja zugleich als Nervenfixierungsmittel wirken sollte. Tatsächlich erzielte ich in allen Fällen nur

mit Natrium- und Kaliumhypochlorit und mit Salpetersäure Weichung und Lösung des Chitins. Aber die Gewebe waren dann — entgegen den Angaben in der Literatur — bereits angegriffen. Außerdem wurde das so erweichte Chitin bei der nachfolgenden Entwässerung viel härter und spröder, als es zu Beginn der ganzen Prozedur war, so daß nur die Einbettung in eine wasserlösliche Masse übrig geblieben wäre. Ich vermute, daß diese Erweichung des Chitins nur auf Quellung und Wasseraufnahme beruht, also einem Vorgang, der durch die Nachbehandlung wieder rückgängig gemacht wird.

Ich war also zunächst, bis mir frisch gehäutete Tiere zur Verfügung standen, auf die Präparation der Gehirne beschränkt. Diese ist in zweierlei Weise möglich. Entweder wird das Gehirn völlig aus dem Kopf gelöst und herausgenommen, was bei der Zartheit und Kleinheit des Objekts, dem Vorhandensein langer Schlundkonnektive und eines chitinösen inneren Kopfgerüstes ziemliche Übung voraussetzt. Mindestens muß in diesem Fall das Gehirn nach oberflächlicher Freilegung vorläufig gehärtet werden, um Deformationen der ursprünglich weichen Hirnmasse vorzubeugen. Es genügt hierzu, den Kopf einige Minuten in Osmiumsäure zu halten. Jetzt erst kann das Gehirn völlig gelöst und herausgenommen werden. Oder: man läßt das Gehirn im Kopf, schält nur den Chitinpanzer ab und entfernt vorsichtig die Oberkiefer, die härtesten Kopfteile. Das innere Chitinskelett macht beim Schneiden meist keine Schwierigkeit. Wenn man das Abschälen der Kopfdecke an dem mit Paraffin durchtränkten und eingebetteten Kopf vornimmt, so verdient diese Methode unbedingt den Vorzug, da das Chitin leicht absplittert und das Gehirn unverletzt bleibt.

Es ist einleuchtend, daß das Schneiden der von Natur weichen Köpfe frisch gehäuteter Tiere die meisten Vorteile gewährt. Zum Studium der natürlichen Lageverhältnisse der Organe im Kopf ist es unerläßlich. Um das Vorhandensein und die Bestimmung der feinsten Kopfnerven zu erkennen, ist es das einfachste und auch wohl das einzig ausreichende Darstellungsmittel. Die allgemein geschätzten Arbeiten von VIALLANES (1886/87) z. B. sind hinsichtlich dieser beiden Punkte eben durch die Präpariermethode entschieden beeinträchtigt.

Das Chitin frisch gehäuteter Tiere ist stundenlang weich, schneeweiß und durchlässig für Fixier- und Färbungsflüssigkeiten. Dann wird es rasch schmutziggrau, endlich hart und schwarz- bzw. gelblichbraun. Zum Durchtränken (4 Stunden und mehr) und Einbetten verwendet man vorteilhaft — besonders bei schon etwas erhärtetem Chitin — härtere Paraffinsorten (56°—62°) und schmilzt zur Erzielung von Bändern weiches Paraffin vorne an den Block. Meine Schnitte sind 5, 7 und 10 μ dick. Wegen des Chitins ist Eiweißglyzerin als Aufklebemittel dem bloßen Wasser vorzuziehen.

Die besten Färbungen erhielt ich mit Hämatoxylin-DELAFIELD, Eosin und Säurefuchsin, sowie durch Schwärzung mit FLEMMINGscher Lösung (die Reduktion des Überosmiumsäureanhydrids [Osmiumtetroxyds] durch rohen Holzessig oder Pyrogallol). Leider zeigte sich, daß die Ganglienzellen, die Fasermasse und die übrigen Kopforgane

sehr verschiedene Zeiten für die beste Färbung erfordern. Zu einer deutlichen Faserfärbung muß man z. B. fast alles übrige stark überfärben. Es ist wohl möglich, daß die Färbbarkeit der Fasersubstanz durch die Einwirkung von Formol noch verringert wird.

Um die Raumverhältnisse und die komplizierten Verästelungen der Pilzstiele leichter zu verstehen, fertigte ich ein Wachsplattenmodell.

Ganz besondere Sorgfalt erfordert die Bestimmung der Schnittrichtung. Ich fertigte wie üblich Schnitte in den drei Richtungen des Raumes: 1. Querschnitte: senkrecht zur Längsachse des Kopfes, 2. Sagittalschnitte: parallel der Medianebene, 3. Frontal- oder Horizontalschnitte: senkrecht zu beiden vorigen und ungefähr parallel der Stirn („sections latérales" nach VIALLANES). Ich orientierte nach dem vom Thorax abgetrennten Kopf, nicht nach dem Gehirn oder nach dem ganzen Körper[1]). Nimmt man bei der Benennung der Schnittrichtung auf den ganzen Körper des Tieres Bezug, so entstehen Schwierigkeiten in der Vergleichung der Schnittrichtungen bei verschiedenen Insekten, da die Stellung des Kopfes zum Körper bekanntlich sehr schwankt. Um also z. B. die entsprechenden Schnittbilder der Gehirne von Forficula und Acridiern zu bekommen, müssen die Horizontalschnitte von Forficula mit den Querschnitten von Oedipoda und umgekehrt die Querschnitte von Forficula mit den Horizontalschnitten („sections latérales") von Oedipoda verglichen werden.

Vgl. z. B. Fig. 5, Taf. IX (hor.) dieser Arbeit mit Fig. 13 (vert.) von VIALLANES 1887 und Fig. 20, Taf. X (quer) dieser Arbeit mit Fig. 24 (hor.) von VIALLANES.

Es hat sich ferner gezeigt, daß die bloße Bezeichnung als Horizontal-, Quer- und Sagittalrichtung nicht allen Ansprüchen genügt, da bei der Kompliziertheit des inneren Gehirnbaues schon die unvermeidlichen Abweichungen von jenen drei mathematischen Normalebenen bedeutende Unterschiede der Schnittbilder verursachen. Ich suchte daher die Richtungen durch Berücksichtigung der gleichzeitig getroffenen Kopfteile genauer zu bestimmen und in eine Figur einzuzeichnen (Fig. 32, Taf. IX).

Die zur Untersuchung bestimmten Tiere konnte ich mir leicht selbst beschaffen. Die Ohrwürmer lassen sich in großen Mengen während der warmen Jahreszeit einsammeln (s. auch den Abschnitt über Lebensweise). Etwas mühsamer ist der Fang der Springschwänze zwischen Steinen, auf Rinde und unter faulendem Laub (vgl. R. W. HOFFMANNS biologische und methodische Angaben, a. O. p. 681). — Die indischen Stabheuschrecken sind bekanntlich leicht zu züchten. — Die Termiten stellte mir das Stuttgarter Zoologische Institut zur Verfügung. Die Bestimmung der Termiten (Eutermes peruanus f. aequatorianus Holmgr. aus Guayaqil [Ecuador]) verdanke ich der Güte des Herrn Prof. ESCHERICH-Tharandt.

---

1) Infolge der verschiedenen Kopfstellung von Forficula, Oedipoda und Apis weicht meine Bezeichnungsweise von derjenigen VIALLANES und JONESCUS ab (vgl. auch p. 170).

Herrn Prof. Dr. Cäsar Schäffer-Hamburg danke ich für die freundliche Bestimmung der Collembolen.

III. Bemerkungen über Körperbau und Lebensweise des Ohrwurmes.

(Textfig. 1, Fig. 32, Taf. IX.)

Der untersuchte Ohrwurm ist Forficula auricularia L. ♂ und ♀ Imago. Er ist in Württemberg unter dem Namen „Klemmer" oder „Ohrenwuseler" wohlbekannt und gefürchtet, da er nach dem Volksglauben dem schlafenden Menschen in den Gehörgang eindringt und mit seinen Zangen das Trommelfell zerstört.



Textfig. 1. **Seitenansicht** des Kopfes von Forficula auricularia ♂ Imago. Zeichenapparat Abbé. (Sinnesstifte auf den Tastern!) Vergr. 1 : 9.

Die Familie der Forficuliden ist bekanntlich die einzige der Derma(to)pteren. Diese Gruppe rechnet man gewöhnlich zu den Orthopteren. Sie unterscheidet sich aber von den übrigen Abteilungen der Gradflügler in verschiedenen Stücken so sehr (z. B. Flügel, Zangen), daß sie vielleicht als ebenbürtige Ordnung von jenen abgetrennt werden muß und von vielen schon abgetrennt wird. Ich bemerke im voraus, daß auch der Bau des Gehirns von dem typischer Orthopteren in vielen Punkten abweicht.

Von den in Deutschland heimischen Arten der Ohrwürmerfamilie: Labidura riparia Leach, Labia minor Leach, Chelidura albipennis Meg., Chelidura acanthopygia Géné, Anechura bipunctata F. und Forficula auricularia L. ist letztere leicht kenntlich an den

15gliederigen Fühlern und den bei ♂ stark gekrümmten Zangen. Dieser „gemeine Ohrwurm“ ist in der Umgebung von Eßlingen a. N. bei Stuttgart weitaus der häufigste. Im Hochsommer, der ja 1911 abnorm heiß und trocken war, konnte ich mir auf Feldern, an Rainen, auf Holzplätzen mit leichter Mühe Dutzende von Tieren dieser Art verschaffen. Die lichtscheuen Ohrwürmer sitzen am Tage unbeweglich in ihren Schlupfwinkeln, in Ritzen, unter Holz, Rinde, Laub, Lumpen und allem Möglichen, was einigermaßen Deckung gewährt, eingeklemmt und platt angepreßt. So konnte ich in der besten Zeit Gesellschaften von oft 30—50 Tieren auf einmal aufheben. Aufgescheucht laufen sie mit großer Behendigkeit davon, um im nächsten Schatten, am ersten Stein sich anzuschmiegen und regungslos dort zu verharren. Sobald es kühler wird — im vorigen Jahr Ende September — nimmt ihre Häufigkeit rasch ab: wenigstens sind die Tiere nicht mehr leicht zu entdecken. Doch findet man sie noch lange im herbstlichen Laub. Immer seltener begegnet man den ♂, die zuletzt ganz verschwinden. Jedenfalls sterben die ♂ im alten Jahr ab, doch ist es auch von den ♀ unwahrscheinlich, daß sie den Winter überstehen. Die Mehrzahl von ihnen stirbt noch im Herbst; einige wenige findet man allerdings noch im Dezember im Waldlaub. — — Ziemlich häufig ist um diese Zeit im Waldlaub ein anderer Vertreter der Forfikuliden: Chelidura acanthopygia Géné. Diese Gattung unterscheidet sich von Forficula und den übrigen Forficuliden als Imago durch den Mangel der Hinterflügel und durch ihre 12gliederigen Fühler. Außerdem sind bei Forficula auricularia die Zangen sichelförmig, am Grund verbreitert, und berühren sich dort, bei Chelidura dagegen wenig gekrümmt, behaart, am Grund nahezu drehrund und weit voneinander abstehend.

Über die Morphologie und innere Anatomie der Ohrwürmer ist verschiedenes veröffentlicht. Ich werde mich hierüber kurz fassen, wenigstens insoweit, als diese Verhältnisse nicht in unmittelbaren Beziehungen zum Gehirn stehen. Der ganze Körper der Forficuliden ist stark dorsoventral abgeplattet. Die gelbrot, hell- bis schwarzbraune Färbung ist auf der Unterseite nur wenig heller. Sie wechselt bei den einzelnen Arten an Kopf, Fühlern, Beinen, Zangen, Pronotum und Flügeldecken. Bei manchen Arten ist der Hinterleib samt den Zangen fein behaart. Der — von oben gesehen — fast dreieckige Kopf wird ungefähr in der Längsrichtung des Körpers getragen, ähnlich der Kopfhaltung der Gespenstheuschrecken, während ihn bekanntlich die hüpfenden Gradflügler fast senkrecht nach unten strecken (Prognathie — Hypognathie) (vgl. Fig. 32, Taf. IX, Textfig. 1). Auf der Oberseite des Kopfes verläuft eine Längsfurche, die sich in seiner halben Länge in zwei quere Furchen gabelt (Textfig. 1). Letztere ziehen jederseits zum Auge, gabeln sich hier nochmals und ziehen dem Augenumfang entlang nach unten zu den Mundwerkzeugen. Der vordere Ast endet an einem kleinen dreieckigen Schaltstück hinter dem Oberkiefer. Jene beiden Querfurchen bezeichnen äußerlich den Anfang der mächtigen Mandibelmuskeln, die die hintere Schädelkapsel oben erfüllen. Die Gliederzahl der langen, viel be-

wegten Fühler schwankt zwischen 12 und 30. Sie beträgt bei der Imago von Forficula auricularia 15. Die Größe und Farbe der einzelnen Glieder ist verschieden. Das große, keulenförmige erste Glied (der „Fühlerschaft", „scapus") ist bei F. aur. Imago meist etwas blasser als die übrigen dunkelbraunen (die „Fühlergeißel"), andererseits ist das zweite und vierte Glied viel kürzer als alle anderen. Von antennalen Sinnesorganen sollen nach OTTO VOM RATH „nur auf der Fläche stehende Sinneskegel verschiedener Gestalt" vorkommen, „zu welchen jeweils eine Sinneszellengruppe gehört". LEYDIG beschreibt sowohl auf der Fläche stehende kurze blasse Dornen als auch gewöhnliche Gruben (O. v. RATH: Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVI, Heft 3, 1888). Die Stelle, wo der Fühler mit dem keulenförmigen Grundglied in den Kopf eingelassen ist, wird von einem dicht genarbten Ring umgeben. Die großen schwarzen Netzaugen haben einen ungefähr elliptischen Umriß. Ich schätze die Zahl der Teilaugen (Ommatidien) auf etwa 200—300. Punktaugen (Ozellen) fehlen [1]). Die Mundwerkzeuge sind vermöge der Lage des Kopfes nach vorn gerichtet („prognath"). Sie zeigen den für Gradflügler typischen Bau. Die am Grunde breiten, dann scharf gekrümmten Oberkiefer laufen in zwei spitze Zähne aus (vgl. Blattiden mit 4—6 Spitzenzähnen). Die Unterlippe besitzt nur ein Paar Kauladen. Die Endglieder, sowohl der Unterkiefertaster als der Unterlippentaster, sind durch ein langes, zapfenförmiges Sinnesorgan ausgezeichnet, das anscheinend nur den Forficuliden zukommt und nach RATH an ein entsprechendes Organ der Chilopoden erinnert. RATH gibt auch eine Abbildung davon. — Das Innere der Kopfkapsel ist großenteils von Ober- und Unterschlundganglion und von Muskulatur erfüllt. Die Muskeln sitzen jederseits an einer Sehne an. Diese zieht nach vorn zu den Mandibeln. Von den Kopfdrüsen des Ohrwurmes wird unten in einem besonderen Abschnitt die Rede sein (p. 159) [2]).

Die Verhältnisse der Brust und des Hinterleibes interessieren hier weniger; es soll daher nur einiges besonders Auffallende angeführt werden. Ganz abweichend von denen der übrigen Gradflügler sind die Flügel der Ohrwürmer gebaut. Die kurzen, schuppenförmigen Vorderflügel sind ungeadert. Die häutigen Hinterflügel mit ihrer eigenartigen und ganz abweichenden Aderung sind im Ruhezustand dreifach gefaltet, was nur bei wenigen anderen Insekten auch vorkommt. Trotzdem werden sie von den Vorderflügeln nicht völlig bedeckt. Die Ohrwürmer können ihre Flügel durch die Kraft der Flügelmuskeln nicht entfalten, sie benutzen hierzu merkwürdigerweise ihre Zangen. Durch Rückbildung können Hinterflügel (Chelidura) oder Vorder- und Hinterflügel (Anisolabis Fieb. in Istrien) fehlen.

---

1) Bei einer einzigen außereuropäischen Art sollen Punktaugen vorkommen.

2) Das für die Heuschrecken beschriebene (PAULOWNA 1895) Blutkreislauforgan des Kopfes ist beim Ohrwurm nicht typisch ausgebildet.

Die Beine sind beim gemeinen Ohrwurm gelb; die Füße der Forficuliden sind dreigliederig (vgl. Blattiden fünfgliederig, Phasmiden und Mantiden fünfgliederig, Acrididen dreigliederig, Locustiden viergliederig, Grylliden zwei- bis dreigliederig!). Das zweite Fußglied ist bei Forficula und Chelidura lappen- bis herzförmig, bei Labia zylindrisch.

Der Hinterleib besteht bei ♂ Ohrwürmern aus 10 Ringen, was für Gradflügler typisch ist; bei ♀ dagegen nur aus acht, da der achte und neunte Ring bis auf kleine Reste rückgebildet sind. Die Begattungsglieder der Männchen sind (nach Tümpel) paarig mit Ausnahme von Forficula auricularia, wo „der eine dieser beiden Zweige nicht ausgebildet ist“. Die Zangen der Ohrwürmer entsprechen den Raifen (Cerci) anderer Gradflügler. Ihre Form wechselt bei den ♂ der einzelnen Arten, nur wenig bei den ♀. Auch sind die Zangen der ♂ viel kräftiger als die der ♀. Bei letzteren ist die Krümmung nur schwach, die bei ♂ vorkommenden Zähne sind kleiner oder fehlen beim ♀ derselben Art. Die Zangen dienen den Ohrwürmern zum Entfalten der Flügel, zum Festhalten bei der von hinten (mit abgekehrten Köpfen) ausgeübten Begattung und zu einer wenig wirksamen Verteidigung (vielleicht mehr Schreckstellung). Die zwischen den Zangen nach unten gebogene Afterklappe wird bei den Ohrwürmern Pygidium genannt. Ihre Form wechselt. Das Tracheensystem besitzt zwei Hauptstämme. Am Thorax befinden sich nur zwei Paar Stigmen, von denen das erste weitklaffende der Vorderbrust angehört. Die sog. „Luftsäcke“, blasige Erweiterungen, fehlen den Ohrwürmern. Der Kaumagen besitzt statt der üblichen Hornzähne sechs hornige Borsten (Tümpel). Der Mitteldarm, der sich vom Vorderdarm klappenartig abschließen läßt, besitzt abweichend von den anderen Gradflüglern keine Anhänge. Die Angaben über die Zahl der Malpighischen Gefäße gehen weit auseinander (3—10 oder 30—40). Die Ohrwürmer (nach Heymons 1893, Meinert 1863 nur die Larven, nach Tümpel 1901, Vosseler [115] überhaupt) sind noch ausgezeichnet durch den Besitz von „Stinkdrüsen“, Blasen mit drüsigen Wänden, die an den Seiten des dritten und vierten Hinterleibsringes münden (vgl. Votteler 1890). Quält man Ohrwürmer durch Anfassen oder Drücken, so spritzt aus diesen Mündungen ein feiner Strahl eines Sekrets aus, das deutlich nach Karbol riecht (Ohrwurmgeruch!). Manche Blattiden besitzen ähnliche Drüsen, die den charakteristischen Schabengeruch verursachen sollen, im 5., 6. oder 7. Segment (Tümpel). Nach Heymons sollen sie aber Blattiden und Grylliden fehlen: a. O. p. 53).

Das Zentralnervensystem besteht wie gewöhnlich aus der Bauchganglienkette und dem Gehirn sowie einem sympathischen oder Eingeweidenervensystem. Die im Kopf liegenden Teile desselben sollen unten näher besprochen werden. Die Anzahl der Ganglien und ihre Verteilung wechseln bekanntlich innerhalb derselben Insektenordnung ganz erstaunlich. Es ist ein Bestreben vorhanden, die ursprünglichen, vereinzelten Nervenzentren weiter zu zentralisieren, so daß im allgemeinen phylogenetisch hochstehende Insekten wenige Ganglien besitzen. Bei Forficuliden kommen auf die Brust drei, auf

den Hinterleib sechs Ganglien. Ich füge hier einige vergleichende Bemerkungen an: Bei den Physopoden und bei manchen Libellen sind die drei Brustganglien so verschmolzen, daß nur zwei Knoten vorzuliegen scheinen. Die Zahl der Abdominalganglien schwankt ererheblich; es sind bei Acridiern, Locustiden und Grylliden 5, bei Blattiden 6, bei Mantiden, Phasmiden 7 Ganglien beschrieben, bei Perliden 6, Ephemeriden 7, Libellen 7, Physopoden 1.

Auch über die Lebensweise der Ohrwürmer liegen Veröffentlichungen vor (s. Quellentafel FISCHER 1854, LUCAS 1898, SCHWARTZ 1908). Man ist zwar im allgemeinen unterrichtet über ihr Verhalten gegen Licht, Feuchtigkeit, Wärme, über ihre Nahrung, Nutzen und Schaden, Geselligkeit, Begattung, Eiablage, Brutpflege, Entwicklung, Lebensdauer. Aber es fehlen die systematischen Versuche über ihre Sinnesfähigkeiten, Orientierungsvermögen, Gedächtnis usf., wie sie z. B. von Ameisen und Termiten vorliegen. Gerade solche Beobachtungen wären von besonderem Wert für das Verständnis und die Deutung der gehirnanatomischen Befunde. — Im folgenden gebe ich eine Übersetzung von biologischen Angaben H. FISCHERS (1854), eines überaus gewissenhaften und zuverlässigen Autors:

Die ♀ legen ihre Eier in Erdhöhlen, unter Steinen und an feuchten Orten ab, bewachen sie und tragen sie auch hier und dorthin, damit sie immer in der nötigen Feuchtigkeit sind; sie bedecken die Eier mit hrem Körper, bebrüten sie sozusagen und sammeln sie wieder zusammen, wenn sie zerstreut wurden. Die ausgekrochenen Larven kriechen unter die Mutter, welche mehrere Stunden über ihnen bleibt.

Die Antennen der Larven von Forficula auricularia haben zuerst 8, dann 9, später 14 Glieder. Die Zahl der Segmente des Hinterleibs ist schon bei den Larven nach dem Geschlecht verschieden, wie beim ausgebildeten Tier; während die Geschlechtsunterschiede an den Zangen bei den Larven noch nicht deutlich zu sehen sind.

Die Forficuliden nähren sich hauptsächlich von pfanzlichen Stoffen; sie gehen in die Blüten, deren Nektar sie genießen; auch die Blumenblätter, besonders von Georginen (Dahlia) fressen sie in der Morgenzeit. Sie nagen Äpfel an, weshalb sie in Obstgärten schädlich sind. Bei Mangel anderer Nahrung sind sie auch mit sich zersetzenden Pflanzenteilen zufrieden. Ohne Nahrung eingeschlossen, fressen sie sich selbst auf. Vielleicht nützen sie zuweilen durch Vertilgen anderer Insekten. — Parasiten sind die Ichneumoniden, Gregarinen und Filaria sp.

IV. Die Kopfdrüsen.

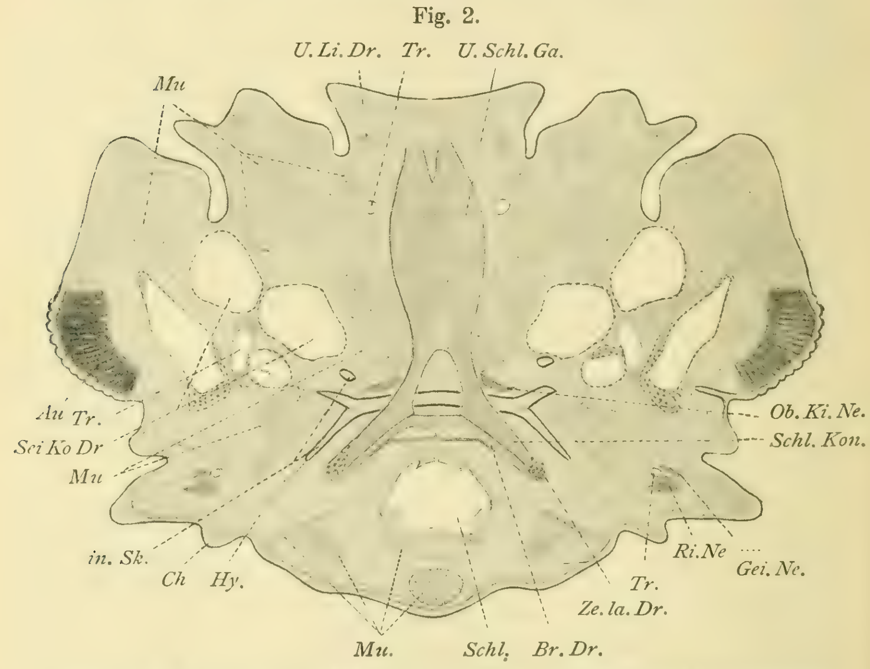
(Textfig. 2—4, 28; Fig. 11, Taf. IX; Fig. 13, 24, Taf. X; Fig. 38, Taf. XII; *Hi Ko Dr*, *Schl Dr*, *U Li Dr*, *Sei Ko Dr*, *fa Bli*.)

Was die Kopfdrüsen des gemeinen Ohrwurmes (Imago) betrifft, so finde ich in der Literatur lediglich die Angabe, daß bei Forficula gigantea ein Paar Speicheldrüsen vorkommen, und daß

solche Speicheldrüsen bei Forficula auricularia fehlen (H. FISCHER 1854). Allerdings hat HEYMONS 1895, a. O. p. 52f., einige Angaben über die embryonale Anlage der Kopfdrüsen gemacht. Nach diesem Forscher gibt es im Kopf des Forficula-Embryos 3 Paar Speicheldrüsen.

Sie entstehen als Wucherungen der Hypodermiszellen und „bilden jederseits der Oberfläche anliegende kompakte Klumpen"

Fig. 2.



Textfig. 2—4. Forficula aur. L. ♀ Im.; **Unterschlundkommissuren,** (Dritthirnkommissuren), **Drüsen.** Horizontalschnitte (Richtung *A* auf Fig. 32, Taf. IX). Vergr. 1 : 55.

Textfig. 2. Schlundkonnektive mit zwei Unterschlundkommissuren des Dritthirns; Seitenkopfdrüsen, Unterlippendrüse: faden- bis flaschenförmige Blindsäcke; drei Fühlernerven.

Textfig. 3. Dasselbe. Außerdem hantelförmige Schlunddrüse.

Textfig. 4. Dasselbe. Mundwerkzeuge; Unterlippendrüse; Unterlippennerv; Oberkiefernerv.

aus ungewöhnlich großen Zellen mit unregelmäßigen, stark sich färbenden Kernen. Ein Paar entsteht am Eingang der Mundhöhle im inneren Mandibelwinkel, ein 2. in dem Mentumabschnitt der Unterlippe, ein 3. kugeliges von zweifelhafter Funktion im Hinterkopf mündet rechts und links auf der „Postgula", einer Chitinplatte hinter dem Submentum.

Fig. 3.

Fig. 4.

Diese Drüsen sind nach HEYMONS den Speicheldrüsen der Grillen und Schaben nicht homolog, wohl auch nicht den angeblich mesodermalen Speicheldrüsen der Myriapoden.

Ein besonderes Drüsenpaar von unbekannter Funktion, das bisher unbeachtet blieb, nennt HEYMONS „Kopfdrüsen“ (!). Ihre Einstülpungsöffnung liegt „zu den Seiten“ der beiden Stipites des 1. Maxillenpaars. Diese Drüsen seien den HERBSTschen „Kopfdrüsen“ der Chilopoden homolog.

Es scheint also über die Kopfdrüsen der Forficula-Imago überhaupt nichts Positives bekannt zu sein. Ich habe im Kopf 4 (oder 5) Drüsenpaare gefunden. Zunächst fällt eine sehr große Drüse in die Augen, deren geräumige Säcke in den Seitenteilen des Kopfes einen großen Raum einnehmen. Sie mündet an der Unterseite des Wangenteiles nahe der Ansatzstelle der Mandibel (Fig. 13, Fig. 24, 25, Taf. X; Textfig. 2, 3 *Sei Ko Dr*). Es ist offenbar die Drüse, die HEYMONS „Kopfdrüse“ nennt, die ich aber genauer „Seitenkopfdrüse“ nennen will. Sie besteht aus mehreren großen Säcken, welche in der Nähe der Mündung zusammenfließen und durch einen ganz kurzen Ausführgang ausmünden. Die Drüse hat in den Säcken ein flaches, kubisches Epithel, von welchem sich an der Innenseite eine dünne Chitinlamelle abhebt. Ein Sekret ist im Innern nicht zu erkennen. Am Ausführgang ist ein Zylinderepithel zu bemerken, welches in die gewöhnliche Hypodermis übergeht, wie auch die Chitinauskleidung der Drüse kontinuierlich in das äußere Chitin übergeht. Wie HEYMONS ausdrücklich bemerkt, ist die Funktion der Drüse unbekannt. Jedenfalls ist das Sekret wässrig, da auf den Schnitten sich kein gefärbter Inhalt vorfindet.

Außerdem habe ich folgende einzellige Drüsen gefunden, welche bisher anscheinend nicht bekannt waren:

1. eine pharyngeale oder Schlunddrüse;
2. eine größere Drüse an der Unterlippe, welche ich Labialdrüse nennen will und ein daneben liegendes, sehr kleines, flaschenförmiges Gebilde, welches wahrscheinlich auch eine Drüse darstellt und das ich deswegen als flaschenförmige Drüse bezeichne;
3. eine Drüse im oberen Hinterkopf, die ich Occipitaldrüse nenne.

Ich beschreibe zuerst die Unterlippen- oder Labialdrüse (*U Li Dr*), da sie die größte ist und den histologischen Bau am deutlichsten erkennen läßt. Sie liegt in den Seitenteilen

der Unterlippe, wie Textfig. 4 zeigt, und besitzt eine beträchtliche Länge (Textfig. 2—4, 28). Den histologischen Bau kann man am besten verstehen, wenn man sie aus einer Verdickung und Einstülpung der Hypodermis ableitet. Man findet im Inneren kleine Zellen, welche mit Hypodermiszellen Ähnlichkeit haben; am äußeren Rande aber große Zellen mit dunkel sich färbenden Kernen. Diese letzteren Zellen haben offenbar drüsigen Charakter. Die Drüse hat keinen einheitlichen Ausführgang, vielmehr bemerkt man längs der Drüse einen etwas hervorstehenden Chitinstreifen, der eine deutliche Streifung senkrecht zur Oberfläche aufweist und in welchem offenbar die ganz feinen nicht verfolgbaren Ausfuhrgänge der Zellen münden (Textfig. 4, *Mü*). Die kleinen Hypodermiszellen, welche das Innere der Drüsenmasse erfüllen, scheinen z. T. noch die Fähigkeit der Chitinabsonderung zu besitzen, denn man findet hier unregelmäßige Klumpen, welche dieselbe gelbe Farbe wie dicke Chitinteile zeigen.

Die pharyngeale oder Schlunddrüse (*Schl Dr*) (Textfig. 3, 28; Fig. 38, Taf. XII) besitzt ebenfalls beträchtliche Größe. Sie ist ein langgezogenes flaches Organ, das auf Horizontalschnitten (s. Fig. 32, Taf. IX) hantelförmige Bilder liefert (Textfig. 3). Sie liegt in der Gegend des Mandibelgelenkes, an der hinteren und lateralen Schlundwand, zwischen dieser und den Schlundkonnektiven, und am Hypopharynx. Ihr Bau gleicht vollkommen dem der Unterlippendrüse, doch sind die kleinen Kerne auf die schmale Mitte der Hantel beschränkt, während die verdickten Enden einen kleinen Hohlraum umschließen. Chitinbrocken waren bei dieser Drüse nicht vorhanden.

Die Occipitaldrüsen oder Hinterkopfdrüsen (*HiKoDr*) sind viel kleiner als die beiden vorigen. Sie entspringen in der Halsgegend oberhalb des Darmrohres von der Hypodermis, da, wo die beiden Haupttracheenstämme aus der Brust in den Kopf übertreten und setzen sich kurze Zeit nach vorne und oben in den Kopf hinein fort. Ihr Bau weicht einigermaßen von dem der vorigen ab. Die Zellen sind nämlich viel kleiner als jene großen charakteristischen Drüsenzellen und zwar sind alle ungefähr gleich groß, da die sehr kleinen Kerne in der Mitte fehlen. Die Färbung wird mit Hämatoxylin ebenfalls tief dunkelblau.

Endlich ist bei Forficula vielleicht noch eine sehr kleine Drüse in der Oberlippe vorhanden, die ebenfalls mit der Hypo-

dermis der Mundhöhle in enger Verbindung steht. Doch konnte ich die drüsige Natur des Gebildes nicht sicherstellen.

Die Homologisierung dieser Drüsen mit den Embryonaldrüsen HEYMONS ist wohl noch nicht mit aller Sicherheit durchzuführen. Seine Mundhöhlendrüse und Mentumdrüse sollen sich allerdings erst spätembryonal bzw. nachembryonal entwickeln. Wahrscheinlich entspricht die hantelförmige Schlunddrüse seiner Mundhöhlendrüse, die Unterlippendrüse seiner Mentumdrüse. Die Hinterkopfdrüsen liegen zwar ähnlich. Aber diejenige des Embryos besitzt einen Ausfuhrgang, der auf der Platte hinter dem Submentum mündet, während die der Imago ohne einheitliche Mündung ist und eine Wucherung der Hypodermiszellen im dorsalen Nacken darstellt. Die Entstehungsstellen sind demnach nicht homolog.

Man darf außerdem vermuten, daß irgendeine der Imagokopfdrüsen von Forficula auricularia der großen thorakalen Speicheldrüse von Forficula gigantea homolog ist. Denn die Homologie ist nicht nach der endgültigen Lage der ausgebildeten Drüse zu beurteilen, sondern nach dem Entstehungsort, der hier durch die Mündung des Speichelgangs bezeichnet wird. Nach FISCHERS (übernommener) Abbildung und nach der Angabe TÜMPELS (1901, p. 167) mündet nun jene Speicheldrüse an den Mundwerkzeugen (TÜMPEL: „in die Mundhöhle"). Demnach kämen als ihr Homologon die Unterlippendrüse oder die Schlunddrüse des gemeinen Ohrwurmes und auch die HEYMONSsche Hinterkopfdrüse des Embryos in Betracht[1]). Es bleibt zu untersuchen, ob diese als Rückbildung oder als Anfangsstadium anzusprechen ist.

In den übrigen Insektenordnungen sind Kopfdrüsen so häufig, daß ein Vergleich um so interessanter wäre, als ihre Ausbildung und Funktion sehr schwankt. Ich erwähne hier nur einige Vorkommen bei niederen Insekten: HOFFMANN (1908) unterscheidet bei Tomocerus plumbeus L., einem Collembolen, zwei „Kopfnieren" (a. O., p. 678) und eine „hantelförmige Drüse" (a. O., Taf. XXXIX, Fig. 21, 22). Die Speicheldrüsen von Schaben, Heuschrecken und Grillen wurden schon erwähnt (vgl. HEYMONS 1895, p. 53; PACKARD 1909, p. 331). Sie stellen einen besonderen Typ dar und gehen von der Unterseite des Segments der

1) Allerdings innerviert der Speicheldrüsennerv die Hinterhauptsdrüse, also nicht das Homologon der großen Speicheldrüse des Thorax.

zweiten Maxillen aus. JANET bildet für Myrmica rubra „Mandibeldrüsen“ und „Labialdrüsen“ ab (s. bei PIETSCHKER, Textfig. 1, 3, 4) [1]). Bei den höheren Insekten sind die Kopfdrüsen meist sehr zahlreich und bedeutend modifiziert.

V. Das Gehirn und die Kopfnerven des gemeinen Ohrwurms.

Übersicht der Gehirnteile [2]).

(Zugleich synonymische Tafel und Nachschlageregister.)

Ich halte es für nützlich und notwendig, eine Übersicht der einzelnen Gehirnteile vorauszuschicken, obwohl schon JONESCU (1908) eine solche für Apis mellifica gegeben hat. Wir werden aber sehen, daß seine Einteilung nicht in allen Stücken auch für Forficula zutrifft, da einerseits Teile des Bienengehirns unserem Tier fehlen, andererseits hier weitere Gehirnteile unterschieden werden können. Außerdem sind die Bezeichnungen der Autoren sehr vielfältig, was das Verständnis häufig erschwert. Da das Forficulidengehirn in hohem Grade mit dem der Akridier übereinstimmt, so kann ich meistens die Namengebung VIALLANES (1887) übernehmen. Zweifellos ist es ebenso wichtig, das Fehlen wie das Vorkommen eines Hirnteiles festzustellen. Ich gebe daher im folgenden eine möglichst vollständige Übersicht aller bisher gefundenen Teile des Insektengehirns, in welcher auch die dem Ohrwurm fehlenden Gehirnteile aufgeführt sind [2]):

A. Oberschlundganglion (cerveau — VIALLANES 1886; ganglion cérébroïde, z. B. BUGNION 1908; Supraösophagealganglion; ganglion susoesophagéal; Rückenhirn, Dorso cerebrum — KENYON 1896; Scheitelhirn, Acrocerebrum — HÄCKEL; Großhirn — BURMEISTER).

I. Protocerebrum — VIALLANES 1886 (*EHi*) (**Ersthirn**; Grundstock, Primäranschwellung — DIETL 1876) . . . . p. 179

1) Über die Kopfdrüsen von Termiten (Nasuti) vgl. GRASSI 1893, von Eutermes peruanus Arbeiter und von Dixippus morosus s. u. p. 247 u. 255.

2) Schematische Übersichtsbilder der Hirnteile („Diagramm“, „Grundriß“) findet man z. B. in VIALLANES: „Système nerveux“, 1893, Taf. X (auch wiedergegeben in PACKARD „Textbook“) und in BERLESE „Gli Insetti“, Bd. I.

1. Die Pilze (*Pi*) (corps pédonculés — DUJARDIN 1850; stalked bodies — PACKARD 1880; gestielte Körper — LEYDIG; corpo fungiformo — BELLONCI; pilz(hut)förmige Körper — JONESCU; mush room bodies) . . . . p. 197

   a) Die Pilzhüte (hantelförmige Körper, Lappen mit Windungen („lobes à convolutions") — DUJARDIN, LEYDIG; Becher — FLÖGEL; gobelet — YUNG; calice — VIALLÀNES; calix — NEWTON, PACKARD)[1].

      1. Der äußere obere Pilzhut: „Außenpilz" . . p. 198
      2. Der innere obere Pilzhut: „Innenpilz" . . p. 198
      3. Der untere Pilzhut: „unterer Pilz" . . . p. 198

   b) Die Pilzstiele (*Sti*) (Gerüst — FLÖGEL): entsprechend den drei Pilzhüten . . . . p. 200

      1. Der Außenstiel (*Au Sti*).
      2. Der Innenstiel (*In Sti*).
      3. Der untere Stiel (*Un Sti*).

      Jeder Stiel zerfällt wieder bei Forficula wie anscheinend bei allen Insekten in:

      α) einen Stamm (*Stm*) — JONESCU; (Hinterast — FLÖGEL; gemeinsamer Stiel — DIETL, BERGER; la tige — VIALLANES; cauliculus, pedunculus — NEWTON) . . . . p. 200

      β) eine rückläufige Wurzel (*rü Wu*) (vordere Wurzel — KENYON, JONESCU; tubercule antérieur — DUJARDIN, VIALLANES; corne antérieur — YUNG; oberer Stiel — DIETL; Vorderhorn — FLÖGEL) . p. 201

      γ) eine innere Wurzel (*in Wu*) — KENYON, JONESCU; (tubercule interne — DUJARDIN, VIALLANES; Balken — FLÖGEL; unterer Stiel — DIETL; poutre — YUNG) . . . . p. 201

      Diese innere Wurzel des Außen- und Innenstiels erzeugt beim Ohrwurm noch zwei weitere Äste:

      am Außenstiel: αα) den Außenstab (*Au Stb*),
      ββ) „ Außenzapfen (*Au Za*),
      am Innenstiel: αα) „ Innenstab (*In Stb*),
      ββ) „ Innenzapfen (*In Za*).

---

1) Abweichend von den bisher bekannten Insekten, die einen oder zwei Pilzhüte haben, besitzt Forficula nach meinen Untersuchungen deren drei, die allerdings miteinander verschmelzen.

δ) Die Trauben — Böttger 1910 (nur bei Lepisma gefunden).

2. Die Protozerebralloben, Ersthirnlappen (*EHiLa*) p. 185
   a) Die Hauptlappen (*HaLa*) (les lobes protocérébraux — Viallanes); darin . . . . p. 186
   b) Die Sehknollen (les tubercules optiques — Viallanes), die bei Forficula nicht als selbständige Teile erscheinen[1]).
   c) Die Nebenlappen (*Ne La*) (les lobes latéraux du protocérébron moyen — Viallanes) . . . . . . p. 187
   d) Das Mittelstück (*Mi*) (le lobe médian — Viallanes) . . . . p. 189
3. Der Zentralkörper (*ZeKö*) — Flögel 1878 („Kern", medianes Kommissurensystem — Leydig; fächerförmiges Gebilde — Dietl 1876, Berger 1878; corps central — Viallanes 1887; Zentralganglion — Haller 1905), p. 182 bestehend aus
   a) der äußeren Schale (*äu Scha*) } (capsules — Viallanes)
   b) der inneren Schale (*in Scha*) }
   c) zwei Knollen (tubercules du corps central — Viallanes; Ozellarglomerulen — Kenyon), die bei Forficula wohl fehlen.
4. Die Hirnbrücke (*Hi Br*) (le pont des lobes protocérébraux — Viallanes; the fibrillar arch — Kenyon 1896) p. 190
5. Die Ozellenknollen (les tubercules ocellairs — Viallanes): da bei Forficula aur. Ozellen nicht vorhanden sind, so fehlen auch diese Gebilde.
6. Die Sehlappen (*Se La*) (lobi optici) . . . . . . p. 208
7. Die Ersthirnnerven:
   1. der Sehnerv;
   2. nach Janet: der unpaare Sympathikus (*Schl Ma Ne*) mit seinen Ganglien;
   3. paariger Nerv unbekannter Bestimmung (nur bei Eutermes gefunden, vgl. p. 253!).

II. Deuterocerebrum (*Zw Hi*) — Viallanes; **Zweithirn** . p. 213

1. Der Riechlappen (*Ri La*) — Leydig; (Antennenanschwellungen, Bulbus olfactorius — Dietl, Jonescu; Antennennervenlappen — Rabl-Rückhardt; lobus olfactorius — Flögel, Bellonci u. a.; lobe olfactif — Viallanes) p. 216

---

[1]) Die Abschnitte 2c, d und 3a, b, c faßt Viallanes zusammen als protocérébron moyen — Viallanes.

2. Die Nebenriechmasse oder parosmetische Masse (*Ne Ri Ma*) (le lobe dorsal — VIALLANES; Dorsalmasse — JONESCU) . . . . p. 216
3. Le lobe olfactif accessoire — VIALLANES (Acridier), das Riechläppchen: fehlt wohl bei Forficula (vgl. p. 217).
4. Die Zweithirnnerven:
    1., 2. die zwei (sensorischen) Riechnerven (*Ri Ne*) p. 222
    3. der sensorische Hörnerv (JANET) des Ameisenfühlers: fehlt Forficula;
    4. der (motorische) Geißelnerv (*Gei Ne*) . . . p. 222
    5. der (motorische) Schaftnerv (*Scha Ne*). . . p. 223
    6. der paarige Sympathikus (*Gf Tr Ne*) mit den Gefäß- und Tracheenganglien, manchmal mit Verbindungsnerven zwischen den Gefäßganglien und den Maxillennerven (Dytiscus — HOLSTE) oder jenen und den Sehnerven und Mandibelnerven (Melolontha — STRAUS-DÜRCKHEIM) . . . . p. 242
    7. der Tegumentarnerv (Acridier, Gryllus — VIALLANES; Dytiscus — HOLSTE): fehlt Apis (JONESCU), Camponotus (PIETSCHKER) und Forficula.

III. Tritocerebrum (*Dr Hi*) — VIALLANES, **Dritthirn** (entspricht den Schlundganglien der Dekapoden — VIALLANES) p. 225
1. Fasermasse und Zellrinde des Dritthirns;
2. die zwei Dritthirnkommissuren (*Br Dr*) („Schlundring", „annulus oesophageus"): entsprechen den Hinterschlundkommissuren der Crustaceen . . . . p. 226
3. le lobe „glomérulé" — VIALLANES; der Bällchenlappen der Acridier: fehlt wohl bei Forficula (vgl. p. 225);
4. Nerven des Dritthirns . . . . p. 229
    1. nach VIALLANES: der Oberlippennerv (*Ob Li Ne*);
    2. nach VIALLANES u. a.: das unpaare sympathische System: die Stirnkonnektive (*Sti Kon*), das Stirnganglion (*Sti Ga*) und der Schlundmagennerv (*Schl Ma Ne*) mit 1—3 Anschwellungen;
    3. nach JANET u. a.: Nerv des unteren Schlundöffners (*Schl Öff Ne*);
    4. nach LYONNET u. a.: Nerv zu Hypopharynx und Schlund (aus dem Konnektiv)[1];
    5. nach HALLER: Schläfengrubennerv der Küchenschabe und Myriapoden (vgl. aber BRETSCHNEIDER!).

1) Möglicherweise mit einem der vorigen identisch oder homolog.

---

1) Möglicherweise mit einem der vorigen identisch oder homolog.

17. ein vorderer und hinterer Tentoriumnerv (Tomocerus — Hoffmann) . . . . p. 237

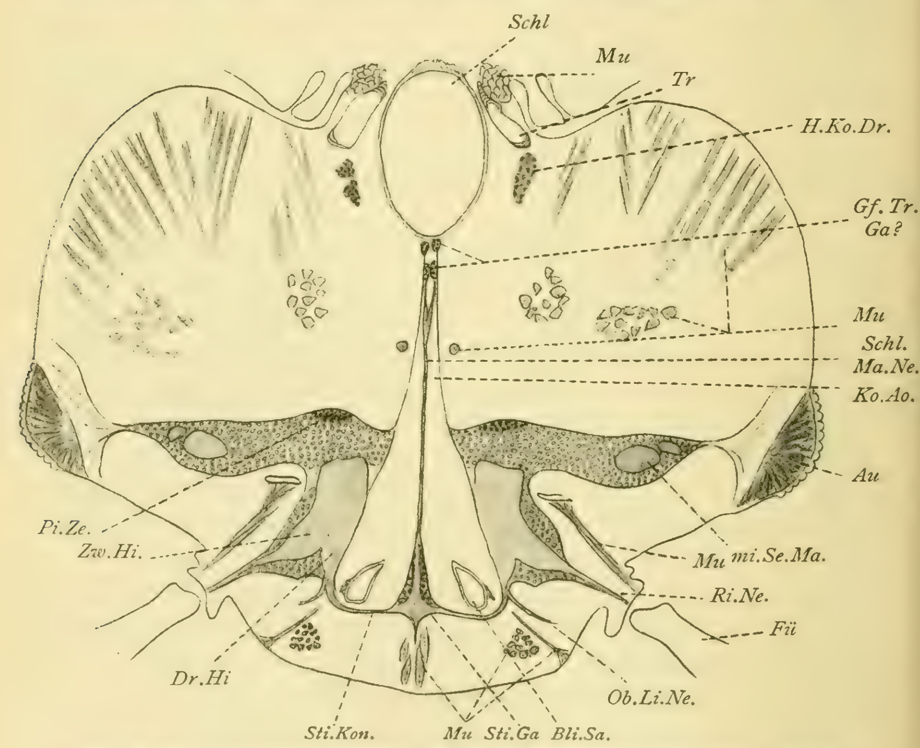
18. eine Verbindung mit einem

5. Ganglion oberhalb des Unterschlundganglions (vgl. Textfig. 9 *Ga*!) (Tomocerus — Hoffmann) . . . . . p. 237

Lageverhältnis des Gehirns im Kopf und der Gehirnteile unter sich.

Textfig. horiz.: Fig. 40, Taf. XII; Textfig. 5; sagitt.: 6; körperlich 9, 11; zum Vergleich Textfig. 7—24, 29, 35—37; Fig. 39, Taf. XII.

Ein flüchtiger Vergleich von Sagittalschnitten durch Insektenköpfe zeigt schon, daß die Lage des Gehirns im Kopf be-

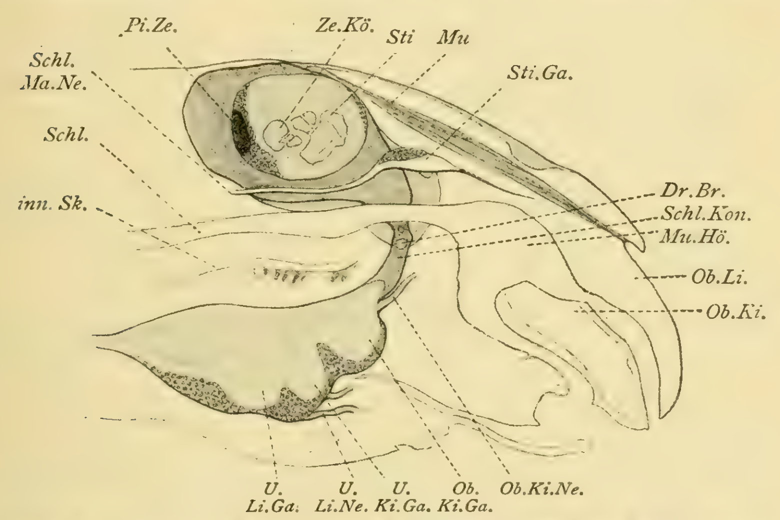


Textfig. **5.** Forficula ♂ Imago: **Lage im Kopf**, Horizontalschnitt (Richtung *C* auf Fig. 32, Taf. IX); Ersthirn tief tangential, äußere und mittlere Sehmasse; unteres Ende der Pilzzellen; Riechnerv aus Zweithirn; Oberlippennerv aus Dritthirn; Stirnkonnektiv umzieht die dorsalen Blindsäcke der Mundhöhle; Stirnganglion; daraus vorderer Nerv und Schlundmagennerv mit dem Hinterhirnknoten; Mündung der Kopfaorta; in deren Wand die „Gefäß- und Tracheenganglien" des unpaaren Sympathikus; Darmquerschnitt; zwei Haupttracheenstämme zum Kopf; Hinterkopfdrüsen. Vergr. 1 : 100.

trächtlichen Schwankungen unterliegt. Wahrscheinlich kommt diesen Verhältnissen z. T. sogar stammesgeschichtlicher Wert zu. Trotz-

dem ist ihnen bisher nur ungenügende Beachtung geschenkt worden, z. T. aus dem rein äußerlichen Grunde, weil sie nur durch Schneiden ganzer Köpfe, nicht bloß der isolierten Gehirne zur Anschauung kommen. Es ist daher zurzeit noch zu wenig Vergleichsmaterial vorhanden, um alle Ursachen der verschiedenen Lagerung zu erkennen.

Selbstverständlich wird schon durch das verschiedene Tragen des Kopfes und seine verschiedene Anheftung am Thorax die Lage des Gehirns im Raum völlig verändert. Z. B. werden — bei gleicher Lagerung des Hirns im Kopf — alle dorsal gerichteten Hirnflächen eines prognathen Insekts (mit horizontaler Kopflängsachse), z. B. Forficula, bei einem hypognathen Insekt



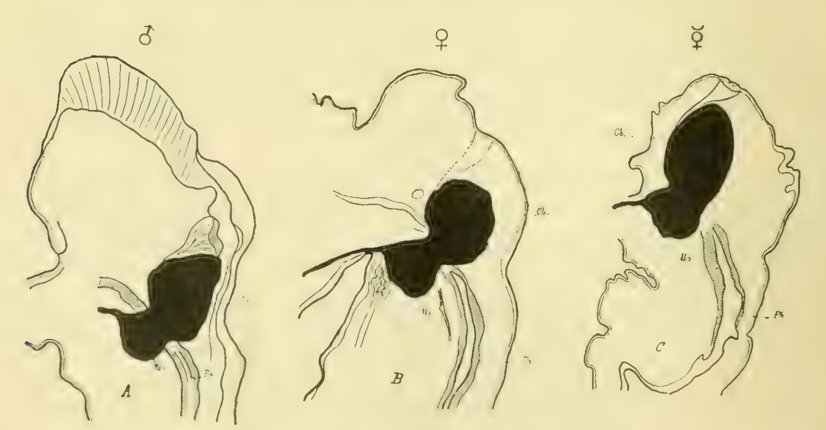
Textfig. 6. Forficula auricularia ♂ Imago; **Lage im Kopf**; Sagittalschnitt (median) (Kombination); Ersthirn median aufgeschnitten: Pilzzellen (tangential), Zentralkörper, Pilzstiele; Zweithirn: weit nach vorn reichend; Stirnganglion mit vorderem Nervchen und Schlundmagennerv; Schlundkonnektiv mit zwei Dritthirnkommissuren; Oberkiefernerv, Unterschlundganglion mit drei Ganglien. Vergr. 1 : 50.

mit senkrechter Kopflängsachse, z. B. Heuschrecken rostralwärts sehen, alle kaudalen Hirnteile — z. B. die Pilzhüte — werden hier dorsalwärts zu suchen sein usw. (vgl. z. B. Textfig. 6 mit 20, 23, 31, 37).

Übrigens ergibt sich hieraus, daß Benennungen von Gehirnteilen nach ihrer Lage im Raum möglichst zu meiden sind, da sie bei vielen Insekten durch die veränderte Hirnlage nicht mehr zutreffen. Ich werde verschiedentlich auf diesen Punkt zurückkommen müssen (z. B. p. 214).

G.symp.cer. N.oe.
(Gf.Tr.Ga) (Schl.
Ma. Ne)
Cop.inc.1
Cop.inc.2
N.symp.cer.(Gf.Tr.Ne)
Oc.Ga
Comm
Mu.ph.dil.i
N.symp.lb
Ne.rec.(Schl.
Ma.Ne)
G.symp.lb
G.prothor
N.sup.ph.p.
Sti.Ga
N.org.c.a
Org.c.a
N.sc
N.fun
Bau.Ma
Br.ante
Org.ch.proth
U.Li.Ne
Gs.ph
N.md
N.a.s
N.a.i
Ca.art.a
Mu.ab.lb
N.mx
Mu.ad.lb
N.sup.ph.a
Gl.lb
G.s.lb
Ob.Li.Ne
Ob.Li
Lb

Textfig. 7. Myrmica rubra Arbeiterin nach JANET aus PIETSCHKER 1911. **Lage im Kopf.**



Textfig. 8. Apis mellifica L.; **Lage im Kopf.** Nach JONESCU 1908.

Hier soll nur gezeigt werden. inwiefern die Lage des Gehirns im Kopf und der Gehirnteile unter sich wechselt. Die Veränderungen betreffen in der Hauptsache:

1. Die allgemeine Lage des Oberschlundganglions im Kopf. Dieses liegt häufig unmittelbar unter oder hinter der Stirndecke (z. B. Lepisma, Forficula ♂ und ♀, Apis ♂, Textfiguren 6, 8*A*, vgl. Böttgfr a. O., Fig. 17, Taf. XXX), in anderen Fällen mehr oder weniger in der Mitte der Kopfkapsel (z. B. Periplaneta [Haller a. O.!], Melanoplus Textfig. 12, Myrmica ☿ Textfig. 7, Apis ♀ Textfig. 8*B*, Camponotus [?]) und wohl selten nahe ihrem Hinterrand (Apis ☿ Textfig. 8*C*)[1]). Für diese Verhältnisse ist jedenfalls das Vorhandensein und die Lage von Sinnesorganen mit bestimmend (s. Apis — Jonescu 1910, p. 127).

2. Die Lage des Unterschlundganglions. Diese wechselt bekanntlich in sehr weiten Grenzen. Es liegt entweder weit ab vom Oberschlundganglion (z. B. Dixippus Textfig. 13, Heuschrecken Textfig. 12) oder diesem mehr oder weniger genähert, aber immer noch von ihm gesondert (Forficula Textfig. 6, Periplaneta Textfig. 17) oder gänzlich mit ihm verschmolzen (sehr viele saugende und leckende Insekten und Würmer, Textfig. 20, 21, 22; 24) oder im anderen Extrem gar nicht mehr in der Kopfkapsel, sondern im Prothorax (z. B. Mückenlarven s. Packard a. O. Fig. 628 und 629) oder gar mit dem Prothorakalganglion verschmolzen.

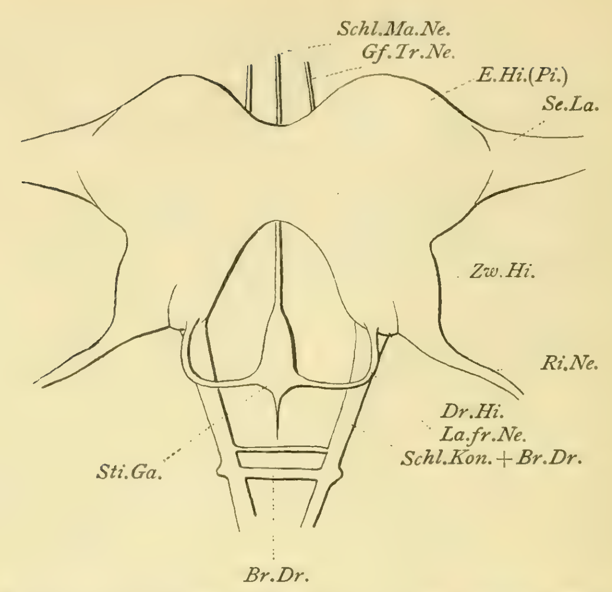
3. Die Länge und Dicke der Schlundkonnektive[2]). Sie muß dementsprechend wechseln. Sehr lang und dünn sind die Konnektive bei Dixippus (Textfig. 13), kürzer und dick bei Forficula (Textfig. 6) und Periplaneta (Haller), und äußerlich nicht mehr zu unterscheiden bei den meisten saugenden und leckenden Insekten (Apis Textfig. 22, 24; Myrmica Textfig. 7; Tomocerus Textfig. 19). Welches in dieser Hinsicht und bezüglich der Lage des Unterschlundganglions die ursprünglichen Verhältnisse sind, ist wohl noch nicht in allen Stücken zu entscheiden. Jedenfalls ist aber die völlige Verschmelzung sekundär und durch die flüssige Nahrung ermöglicht[3]). Anscheinend besteht für alle Teile des Nervensystems das Streben nach Konzentration und Vereinheitlichung.

---

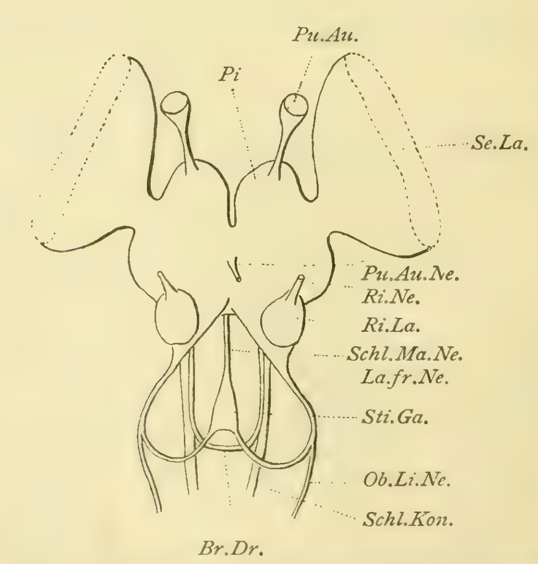
1) Für die übrigen untersuchten Insekten geben die Autoren keine diesbezüglichen Bilder (z. B. Dietl, Viallanes, Bugnion).

2) S. p. 232 u. 249.

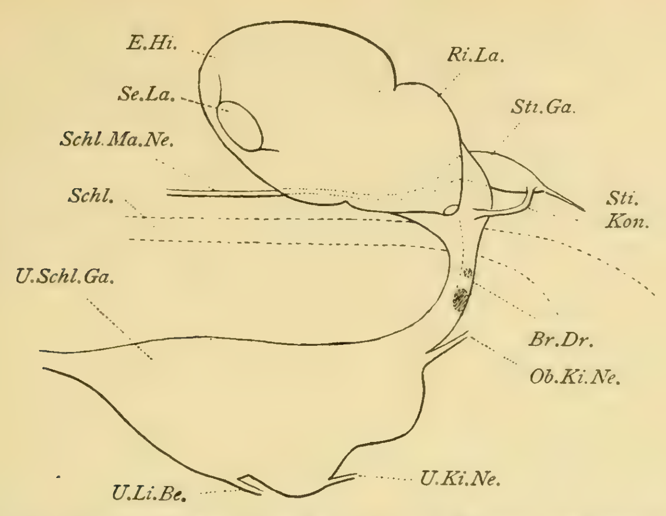
3) Vgl. aber p. 228 u. 250.



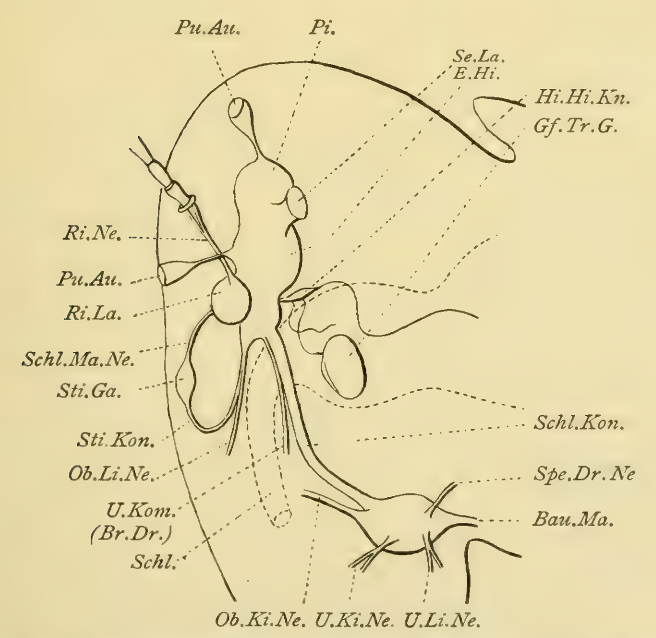
Textfig. 9. Forficula auricularia L. ♂ Im. **Gehirn von oben und vorne.** Rekonstruktion. Schema. Dritthirnkommissuren doppelt, unselbständig (mit Konnektiv verwachsen). Vergr. 1 : 54.



Textfig. 10. Caloptenus femur rubrum (Feldheuschrecke). **Gehirn von oben vorne**. Präparation. Nach PACKARD aus Second Report of the United St. Entom. Comm. 1880. Querkommissur des Dritthirns (einfach, fast selbständig); Labrofrontalnerv. Vergr. 1 : 19.



Textfig. 11. Forficula auricularia L. ♂ Im. **Gehirn von der Seite.** Rekonstruktion. Vergr. 1 : 66. (Zur Lage im Kopf vgl. Textfig. 6!)



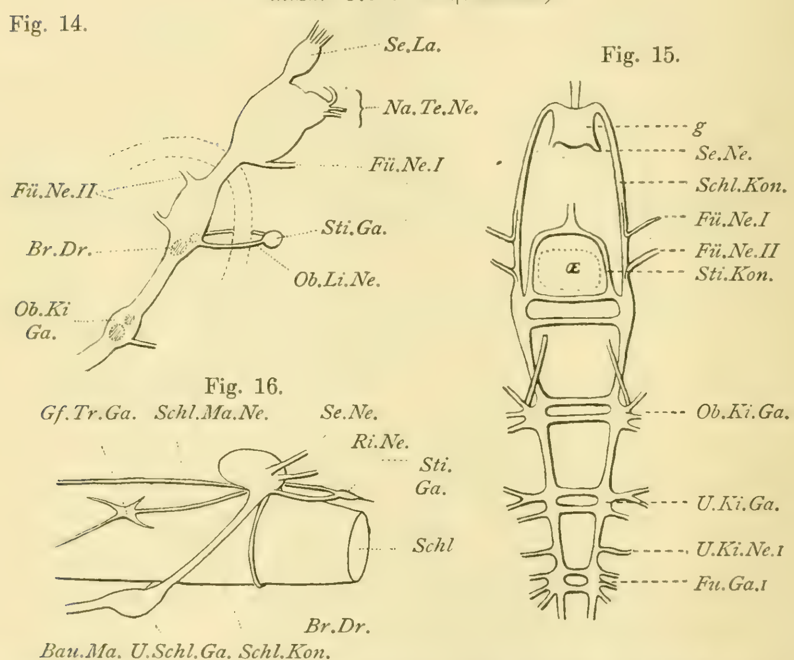
Textfig. 12. Caloptenus femur rubrum[1]) (Acridier); **Lage des Gehirns im Kopf und Lageverhältnis der Gehirnteile.** Nach PACKARD aus Second Report of the United States Entomological Commission 1880. Vergr. 1 : 19.

---

1) Anderweitig von PACKARD als Melanoplus bezeichnet!

Sti.Ga Zw.Hi E.Hi. Pi.
Ob Li Ne
Mu.Hö.
U.Kom.
(Br.Dr.)
Schl.
Kon.
in.Sk. U.Ga. Kon.(Bau.Ma.)

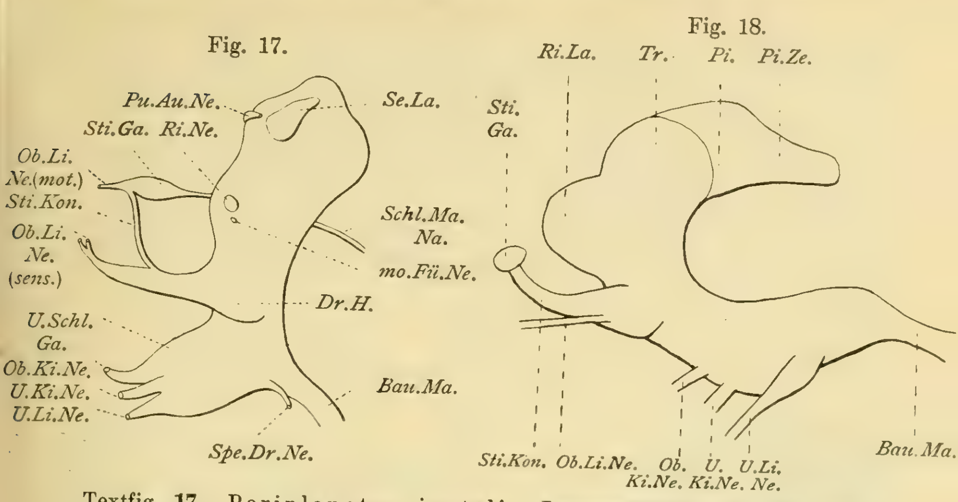
Textfig. **13**. Dixippus morosus ♀ Imago, indische Stabheuschrecke! **Lage im Kopf**; Sagittalschnitt (Kombination); Unterschlundkommissur (Dritthirnbrücke). Vergr. 1 : 18.



Textfig. **14**. Simocephalus sima (Phyllopode). Vorderer Teil des Nervensystems, Seitenansicht. Schema nach WILLIAM A. CUNNINGTON 1902. **Dritthirn** unterhalb des Schlunds mit den Nerven der II. Antenne und dem **Stirnkonnektiv**, das demgemäß den Schlund umfaßt. Nerven des Integuments (Nerven der Nackenorgane und Tegumentarnerv).

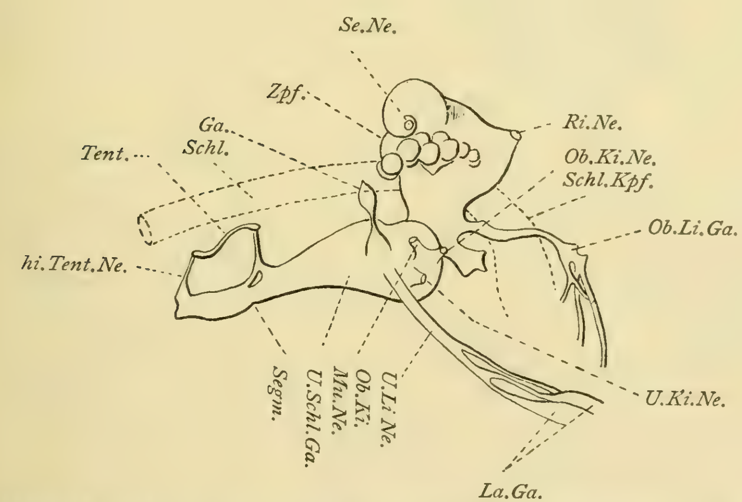
Textfig. **15**. Apus. Vorderer Teil des Nervensystems. Nach dem modifizierten Schema von ZADDACH und LANKESTER aus WILLIAM A. CUNNINGTON 1902. **Dritthirn** unterhalb des Schlundes, **doppelte Kommissur** desselben. *g* „Gehirn“, *Se.Ne.* Augennerv, *Schl.Kon.* Schlundkonnektiv, *Fü.Ne I* Antennarius I, *Fü.Ne.II* Antennarius II major, *Sti.Kon.* **Stirnkonnektiv**, *Ob.Ki.Ga.* Oberkieferganglion, *U.Ki.Ga.* Unterkieferganglion, *U.Ki.Ne.1* Nerv der II. Maxille, *Fu.Ga.* Ganglion des 1. Beinpaares.

Textfig. **16**. Cossus ligniperda L. (Weidenbohrer); Raupe. **Gehirn seitlich.** Präparation. Nach LIÉNARD 1880. Vgl. mit Textfig. 14!: **Dritthirn** oberhalb des Schlundes, daher umfaßt die Kommissur des Dritthirns diesen, während ihn das Stirnkonnektiv nicht mehr umfaßt. Dritthirnkommissur ganz selbständig. Paarige Eingeweideganglien lateral vom Schlund (statt dorsal).



Textfig. 17. Periplaneta orientalis; **Lageverhältnis der Hirnteile.** Seitenansicht eines Modells[1]). Vergr. ca. 1 : 70. Nach BRETSCHNEIDER 1913.

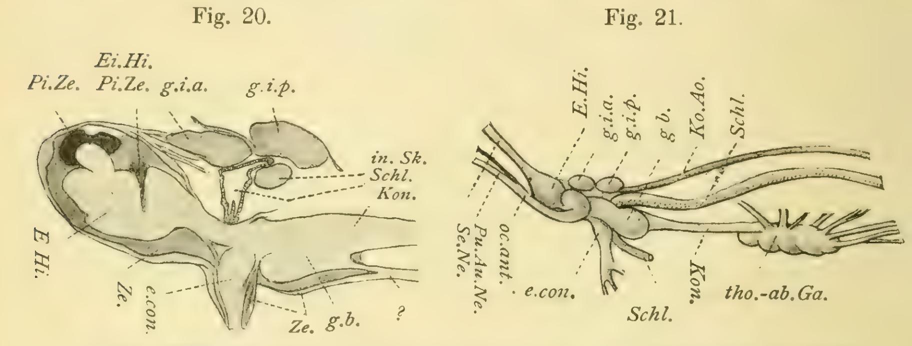
Textfig. 18. Lepisma saccharina L. („Silberfischchen"); **Lageverhältnis der Hirnteile.** Nach BÖTTGER 1910. *Tr* Stelle der Trauben.



Textfig. 19. Gehirn von Tomocerus plumbeus L. (Springschwanz); **Lageverhältnis der Gehirnteile.** Rekonstruktion. Nach R. W. HOFFMANN 1908 (a. O. Taf. XXXIX, Fig. 23). Vergr. 1 : 84.

1) Nach den Untersuchungen von F. BRETSCHNEIDER-Stuttgart, (Naturwissenschaftliche Wochenschr. 1913, Bd. XII, p. 155). Der Umriß wurde mir freundlichst zur Verfügung gestellt.

4. Der Neigungswinkel zwischen Rückenhirn und Bauchhirn. Seine Schwankungen sind den Forschern ebenfalls schon lange bekannt. Sie sind zwar z. T. auf die Länge der Konnektive zurückzuführen, lassen sich aber durchaus nicht völlig aus diesem Umstand erklären. Nach VIALLANES (1887) setzt sich ursprünglich das Scheitelhirn unter ganz geringer Neigung („une trentaine de degrés") in der Richtung der Bauchganglienkette fort. Dieser Zustand findet sich jetzt noch bei Krebsen.



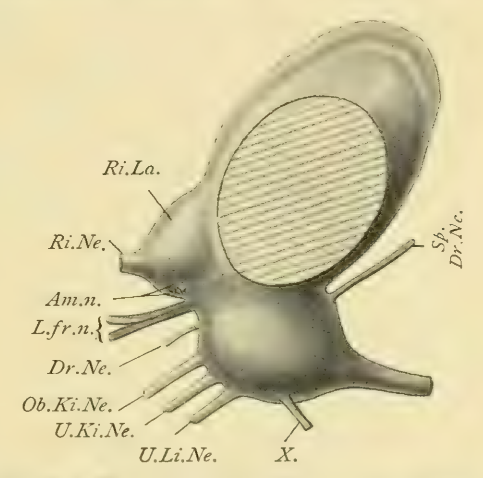
Textfig. **20/21**. Fulgora maculata (Hemipter); **Lageverhältnis der Teile**; Oberschlundganglion: Pilz und Pilzzellen, Hinterpilzzellen, Nerven zu Augen, Ozellen, Fühlern („ocello-antennaire"!?), Tritozerebrum? („éminences coniques"); Unterschlundganglion, gemeinsames Brust-Hinterleibsganglion; Schlund, Aorta, Gefäß- und Tracheenganglion. (Vorderes und hinteres „susintestinal".) Textfig 20. Sagittalschnitt. Vergr. 1:24 (?!). Textfig. 21. Präparation. Vergr. 1:9 (?). Nach BUGNION 1908, verkl.

Meines Wissens ist bis jetzt — abgesehen von den Wanzen (s. unten!) — noch kein Insekt von diesem Typus gefunden. — Im zweiten Fall steht das Oberschlundganglion mehr oder weniger senkrecht auf dem Unterschlundganglion. Diese Stellung zeigt — bei sehr dünnen Konnektiven — ungefähr Melanoplus (nach PACKARD; Textfig. 12). — Im dritten Fall ist das Oberschlundganglion so weit nach hinten gebogen, daß seine Längsachse fast parallel zum Unterschlundganglion verläuft. Zu diesem Typ gehören Forficula (Textfig. 6) (mit verkürzten) und Dixippus (Textfig. 13) (mit langen Schlundbändern). — Schließlich ist vielleicht eine vierte Abteilung zu unterscheiden, in welcher das Rückenhirn nachträglich wieder in die ursprünglichste Lage zurückkehrt: die Hemiptere Fulgora (Textfig. 20) zeigt die Anordnung der Crustaceen, aber mit ganz kurzen äußeren Schlundkonnektiven (BUGNION 1908, p. 335).

JONESCU nimmt als Scheitel dieses Hirnwinkels die Ursprungsstelle des Labrofrontalnerven, als einen Schenkel die

Richtung des mittleren Ozellennerven, als andern die des Bauchmarks an (a. O. p. 127). Diese Definition ist für Forficula und viele andere Orthopteren nicht möglich. Da durch Hypognathismus das Unterschlundganglion häufig nicht mehr in der Richtung des Bauchmarks liegt, so bilde den einen Schenkel die Längsachse des Bauchhirns, den anderen die des Rückenhirns. Die Ursprungsstelle des Labrofrontalnerven liegt auf letzterem Schenkel; der Scheitel des Winkels liegt veränderlich und ist ohne Belang; er liegt eben auf dem Schnitt beider Schenkel. Demnach beträgt der Hirnwinkel von Forficula ca. 20°, von Dixippus ca. 5°, von Periplaneta nach HALLERS Zeichnung ca. 30°, von Melanoplus nach PACKARD ca. 90°, von Apis ♂ nach JONESCU ca.. 120°, von Fulgora nach BUGNION ca. 150°.

5. Endlich wechseln auch die Lageverhältnisse der einzelnen Gehirnteile. Z. B. ist der Sehlappen mehr oder weniger weit vom Hirnstock entfernt. — Das Unterschlundganglion liegt bald ganz hinter der Eintrittsstelle der Schlundkonnektive (Forficula Textfig. 6), bald zum geringen Teil davor (Eutermes Textfig. 31). Außerordentlich stark wechselt die Lage des Tritozerebrums. Ich werde bei der Besprechung der einzelnen Hirnteile auf diese Lageverhältnisse zurückkommen.



Textfig. 22. Apis mellifica L. ☿. **Lageverhältnis der Hirnteile.** Nach JONESCU 1908.

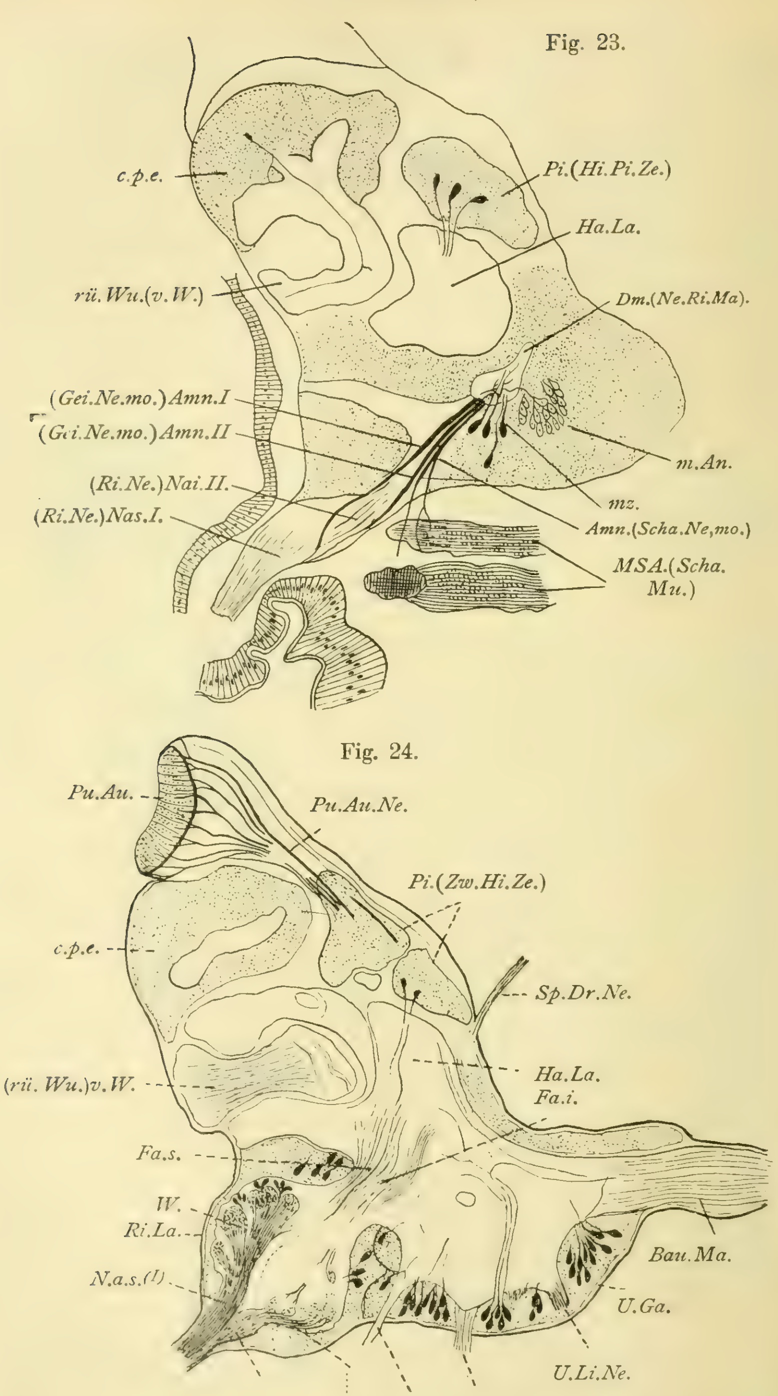
A. Das Oberschlundganglion.

I. Protocerebrum.

Synon.: Ersthirn, Grundstock (DIETL 1876).

Abbildung: horiz.: Fig. 1—8, 33—38; 40; Taf. IX—XIII; Textfig. 5; quer: Fig. 15—27; sagitt.: Fig. 9—12, Taf. IX, Textfig. 6 } (*E Hi*).

Seit VIALLANES (1886/87) weiß man, daß das Oberschlundganglion der Gliederfüßer durch die Verschmelzung von mindestens 3 Paar Ganglien entsteht. Diese ist aber bei den meisten



Textfig. **23/24.** Apis mellifica L. ♂. **Lageverhältnis der Hirnteile.** Nach Jonescu 1908. Vergr. 1 : 100.

Insekten so innig und vollzieht sich so früh während der Embryonalentwicklung, daß die nachträgliche Unterscheidung der drei Gehirnabschnitte, des Proto-, Deutero- und Tritocerebrums, bei der Imago einigermaßen schwierig wird. Die Sonderung wird ermöglicht durch Kerben und Einschnitte, die sich zwischen den Teilen erhalten, und durch den Ursprung homologer Nerven. Sie ist bei Insekten mit langen Schlundkonnektiven und gesondertem Unterschlundganglion noch leichter als bei solchen, bei denen das Unterschlundganglion nahe an das Oberschlundganglion herangerückt und mit ihm teilweise verschmolzen ist. Aus dem ersten dieser drei Urganglien entsteht das Protocerebrum.

Größe, Lage, Teile. Das Protocerebrum oder Ersthirn übertrifft an Größe die beiden folgenden Abschnitte, die nur als Anhängsel desselben erscheinen. Es nimmt aber bei Insekten nicht mehr die erste und vorderste Stelle ein wie bei den Crustaceen, wo sich die Konnektive nur wenig (ca. 30°) über die Achse der Bauchganglienkette erheben, sondern ist durch die bereits erwähnte Rückbeugung der Konnektive weit nach oben und rückwärts verschoben (Viallanes). Bei Forficula ist diese Rückbiegung der Konnektive so stark, daß das Protocerebrum den hintersten Hirnteil darstellt und bis zum hinteren Ende des Unterschlundganglions zurückreicht (Textfig. 6). Sein Bau zeigt viele Ähnlichkeit mit dem Ersthirn der Acridier. Viallanes unterscheidet dort (1887) fünf Hauptteile des Protocerebrums:

1. das Mittelersthirn mit dem Zentralkörper (le protocérébron moyen — Viallanes 1887);
2. die Protozerebralloben oder Ersthirnlappen (les lobes protocérébraux);
3. die Pilze (les corps pédonculés — Viallanes-Dujardin);
4. die Sehlappen oder Lobi optici;
5. die Brücke der Ersthirnlappen (le pont des lobes protocérébraux — Viallanes 1887; Ozellarnervenbrücke — Jonescu 1908).

Ozellenganglien, Ozellennerven und -glomerulen kommen Forficula nicht zu, da hier keine Ozellen vorhanden sind. Auch sind die Sehknollen (les tubercules optiques — Viallanes) nicht als besondere Teile von den Protozerebralloben abgesetzt. Ebenso scheinen die Knollen des Zentralkörpers (les tubercules du corps central — Viallanes, identisch mit den Ozellenglomerulen von Kenyon und Jonescu) zu fehlen.

Alle fünf Teile des Ersthirns bestehen aus Fasermasse und einer zugehörigen Ganglienzellrinde.

1. Der Zentralkörper.

Synon.: s. Übersicht p. 165.

Abbildung: horiz.: Fig. 3, 4, 27, 33—35; Taf. IX—XIII; Textfig. 5, 34, 35; quer: Fig. 20—25, Taf. X; sagitt.: Textfig. 6. } (*Ze Kö*).

Lange bevor Viallanes den Begriff des Protocerebrums geschaffen hatte, war dieser Hirnteil wegen seiner Größe von den Autoren als „eigentliches Oberschlundganglion", „Hirnstock" oder „Grundstock" bezeichnet worden (z. B. von Dietl 1876). In seinem Zentrum war schon den ersten Beobachtern ein bohnenförmiger „Kern" durch seine eigenartige Gestalt und scharfe Begrenzung aufgefallen. Nun fand Viallanes bei dem Studium des Acridiergehirns, daß noch andere Fasermassen in der Mitte des Ersthirns wohl abgegrenzt sind, nämlich:

1. le lobe médian (unpaar unter dem corps central);
2. les lobes latéraux (paarig zu beiden Seiten des medianen).

Diese drei Teile faßte er mit dem altbekannten Zentralkörper unter dem Namen „protocérébron moyen" zusammen. Da nun die Verhältnisse bei Forficula auricularia L. ganz ähnlich sind wie bei den Acridiern, so könnte man die Viallanesschen Bezeichnungen einfach übernehmen. Doch halte ich es für richtiger, diese zwei Abschnitte als mediane Teile des Protocerebrums mit den Protozerebralloben zusammenzufassen, statt mit dem Zentralkörper. Es scheint auch, daß sie bei höheren Formen verschwinden oder mit dem Ersthirn verschmelzen, während der Zentralkörper von allen Hirnteilen die geringste Form- und Größenveränderung durch die ganze Formenreihe hinauf aufweist.

Form, Teile, Lage. Der Zentralkörper besteht bei Forficula auricularia L. aus zwei unpaaren Fasergebilden von ungefähr Kugelhaubenform, die ineinander gestülpt sind und ihre Höhlung nach vorn kehren (Fig. 3, 4, Taf. IX; Fig. 33—36, 29, 30, *in Sch*, *äu Sch*). Viallanes bezeichnet sie bei Acridiern als „obere und untere Kapsel". Hier wie dort ist die hintere Schale größer als die vordere und bedeckt diese völlig. Auch ist bei dieser kleineren Kapsel die Höhlung kaum mehr angedeutet. Querschnitte zeigen übrigens, daß auch die äußere Schale ziemlich von der Kugelhaubenform abweicht und sich mehr einem halbringförmigen Wulst nähert (Fig. 20 *äu Sch*, Taf. X).

Faserhof (*Fa Ho*). Der Zentralkörper ist ringsum, besonders aber hinten, von einem lichten Hof umgeben, in dem ziemlich wirre, lockere Fasern verlaufen, die, von anderen Hirnteilen kommend, in die beiden Hauben, vornehmlich in die hintere, eintreten (Fig. 3 *äu Sch*, Taf. IX, XIII[1]). Nach VIALLANES gibt es einen solchen Faserhof auch bei den Acridiern („atmosphère fibreuse").

Bei Forficula grenzt der Zentralkörper seitlich an die Hauptlappen des Ersthirns (s. u.!) *Ha La* Textfig. 28, ventral und dorsal an deren mediane Verschmelzungen, vorne an die „Zapfen" der Außenstiele (vgl. die Pilze!) *Za* Fig. 4, Taf. IX; Fig. 33—35, Taf. XI, Textfig. 26; hinten ist er nur durch die hintere Ersthirnkommissur (*Br hi H*) von den Zellen der „pars intercerebralis" (HALLER 1905) getrennt (Fig. 33, 34). Die „Stäbe" und besonders „die Zapfen" (vgl. die Pilzstiele!) greifen ventral und besonders dorsal weit nach rückwärts über die innere Kapsel hinweg (Fig. 20, Taf. X; Fig. 33, 34, Textfig. 6). Bei den Acridiern scheint der Zentralkörper zunächst ganz anders zu liegen. Berücksichtigt man aber die veränderte Lage des Kopfes der Heuschrecken gegenüber den Ohrwürmern, so zeigt sich im Gegenteil die genaueste Übereinstimmung beider. Auch bei allen übrigen bisher untersuchten Insekten besitzt der Zentralkörper dieselbe Lage und Form. Nur Lepisma scheint eine geringe Ausnahme zu machen. Bei ihr ist nämlich nach BÖTTGER 1910, a. O. p. 830 „die untere Hälfte massiger als die obere".

Die Struktur des Zentralkörpers ist ebenfalls eigenartig und z. T. rätselhaft. Er besteht nämlich aus einem Fasergeflecht, das dichter ist als das des übrigen Ersthirns. Diese Fasermasse ist nun meistens durch radiär verlaufende Spalten in rosettenförmig nebeneinander liegende Fächer geteilt („fächerförmiges Gebilde" DIETL 1876). Diese Gliederung, die durch eintretende Faserbündel verursacht wird — bei der Ameise (PIETSCHKER 1910, p. 39) liegen sogar zahlreiche Kerne in den Zwischenräumen — wurde wiederum bei allen Insekten, mit Ausnahme von Lepisma, beobachtet. Die Zahl der Fächer soll sogar für dieselbe Art konstant sein: bei Acheta = Gryllus campestris und Gryllotalpa vulgaris je 8 (DIETL 1876), bei Periplaneta ebenfalls 8 (FLÖGEL 1878), bei der Biene 10 (DIETL 1876). — Auch bei

1) HALLER beobachtete bei Apis, daß Fasern von den Protozerebralloben und von den Sehganglien in den Zentralkörper eintreten (a. O. Fig. 8, 27, 28).

Forficula ist eine Fächerung durch radiale Faserbündel angedeutet, die meist von hinten in die große äußere Schale eintreten, sie durchbrechen und noch in die innere Kapsel eindringen (vgl. Taf. XIII). Doch ist es unmöglich, hier von einer eigentlichen Teilung zu sprechen oder gar die Anzahl der Teilfächer anzugeben. Keinesfalls ist diese Struktur so deutlich, wie dies Dietl für Gryllotalpa abbildet. Daß die durch die Fasern erzeugte Fächerung hier nur scheinbar ist, geht auch aus Querschnitten hervor. Hier zeigen sich deutliche Kreischen mit schwarzem Mittelpunkt. Dieser letztere ist jedesmal ein quer getroffenes Faserbündelchen, die Kreischen aber sind die radiären „Spalten", die also in Wirklichkeit Röhren sind. — Auffallend schien mir noch, daß bei Osmiumkonservierung die innere Kapsel sich häufig stärker schwärzt als die äußere (vielleicht infolge Glomerulenstruktur; vgl. Dixippus, p. 258).

Viallanes beschreibt und zeichnet für die Acridier eine umfangreiche Ganglienzellmasse des Zentralkörpers in der „pars intercerebralis". Auch bei Forficula sind ähnliche Zellen in dieser Gegend vorhanden, die ihre Fortsätze z. T. in den Faserhof um den Zentralkörper schicken. Da ich aber nie solche Axone wirklich in den Zentralkörper eindringen sah, und da die entsprechenden Zellen nicht senkrecht gegen ihn, sondern seitlich gerichtet sind, so möchte ich sie größtenteils den Ersthirnlappen zuzählen. Auch bei Lepisma scheinen keine Zellen zum Zentralkörper zu gehören (Böttger 1910). Dagegen finde ich unter ihm, den medianen Enden der Stiele anliegend, sowie an seinem seitlichen Rand sehr häufig Pakete kleiner Zellen, die vielleicht der Neuroglia angehören (z. B. Taf. XIII). Ähnliches fand Böttger bei Lepisma und Pietschker bei Camponotus.

Die Faserverbindungen des Zentralkörpers sind zahlreich und wohl ausgebildet. Ich beobachtete Bündel

1. zu den Hauptlappen des Ersthirns aus der konvexen Fläche der größeren Kapsel, sowie aus dem seitlichen Rande;
2. zu beiden Nebenlappen (s. u.!) des Ersthirns, Bündel, die aus der leicht konkaven Vorderfläche der kleineren Kapsel hervordringen und zunächst ihr entlang hinter den „Stäben" der Pilzstiele (s. u.!) verlaufen (*Br hi NZ*, Fig. 34, Taf. XI, XIII). Wahrscheinlich auch
3. zu den medianen Enden der Stiele (?);
4. zu den Pilzen und
5. zu den Riechlappen.

Eine Verschmelzung der größeren Zentralkörperkapsel mit den drei Loben des VIALLANESschen Mittelersthirns, wie sie bei den Acridiern vorhanden ist (VIALLANES 1887), scheint Forficula zu fehlen.

Bei verschiedenen Insekten wurden hinter oder unter dem Zentralkörper kleine paarige Faserballen gefunden, die „Knollen des Zentralkörpers“ (les tubercules du corps central VIALLANES), nämlich bei Acridiern (VIALLANES 1887), Apis 1908, Camponotus (PIETSCHKER 1910). JONESCU und KENYON (Apis) fassen sie als Ozellenglomerulen auf. Auch diese Gebilde konnte ich bei Forficula nicht nachweisen (vgl. dagegen Dixippus p. 258!).

2. Die Protozerebralloben.

(Die Haupt- und Nebenlappen des Ersthirns.)

Abbildung: horiz.: Fig. 1—7, Taf. IX; Fig. 33—38, Taf. XI bis XIII; quer: Fig. 15—27, Taf. X; sagitt.: Fig. 9—12, Taf. IX; Textfig. 6. } (*EHiLa*, *HaLa* und *NeLa*.)

Die Protozerebralloben oder Ersthirnlappen sind auch bei Forficula paarige Gebilde von erheblicher Größe. Sie verschmelzen unten (Fig. 24, Taf. X; Fig. 36) und oben (Fig. 20, Taf. X) in der Medianebene und sind auch durch mehrfache Kommissuren auf der Oberseite (*BrobH* Fig. 1, 24, Taf. X), Unterseite (*BrunH* Fig. 37), Vorderseite (*BrvoN* Fig. 33) und Hinterseite (*BrhiH* Fig. 33, 34) miteinander verbunden. Auf ihrer Außenseite tragen sie als Fortsätze die Sehlappen (*SeLa* Fig. 7, Taf. IX), auf der unteren Hinterseite die Pilze (Fig. 12 *Pi*, Taf. IX), deren Stiele sich nach vorn fortsetzen und so die Ersthirnlappen durchbohren. In der Mitte lassen sie einen Raum frei, der hauptsächlich vom Zentralkörper und den medianen Verzweigungen der Pilzstiele erfüllt wird (Fig. 4, Taf. IX; Fig. 34).

Die Struktur der Ersthirnlappen entspricht den Angaben früherer Autoren. Eine äußerst feine und dichte Grundsubstanz, die aus kleinsten Pünktchen und Fäserchen zu bestehen scheint, die sog. „Punktsubstanz“ älterer Forscher, wird von Zügen aus dickeren, lockeren Fasern in allen Richtungen durchzogen, deren Verlauf in dem Wirrsal nur selten längere Zeit zu verfolgen ist. Quer getroffen erscheinen diese Züge als lichte Hohlräume, die von wenigen dunklen Punkten erfüllt sind (z. B. *Brqu* Taf. XIII). Eine grundsätzliche Unterscheidung der Punktsubstanz von der Fasersubstanz kann wohl nicht aufrecht erhalten werden.

Die Fasermasse der Ersthirnlappen wird außen, hinten und vorne von einer Zellrinde von wechselnder Dicke umhüllt. Ihre Zellen sind von mittlerer Größe. Sie ordnen sich — wie mehrfach beschrieben wurde (z. B. von Haller) — zu Gruppen zusammen. Die Zellen jeder Gruppe lassen ihre Fasern zusammenströmen; diese treten dann durch gemeinsame Einströmungspforten in die Fasermasse des Gehirns ein (z. B. *Ei* Taf. XIII).

Ich fand Faserverbindungen der Ersthirnhauptlappen:

1. nach den Pilzen (*Br me H P* und *Br la H P* Fig. 35);
2. nach der inneren Sehmasse (*Br H in Sm* Fig. 24, Taf. X; Fig. 35, Taf. XI, XIII);
3. nach der mittleren Sehmasse (*Br H mi Sm* Fig. 7, Taf. IX; Fig. 24, 23, 22, Taf. X; Fig. 37, Taf. XII);
4. zu den Nebenlappen (*Br N H* Fig. 33);
5. zum Mittelstück der Nebenlappen (s. u.!) (*Br H Mi* Fig. 34, Taf. XI, XIII);
6. zum Riechlappen („Riechstrang“) (*Br H R* Fig. 5, Taf. IX), wahrscheinlich auch
7. zum Zentralkörper.

Außer diesen Faserbrücken bestehen Verschmelzungen (aus „Punktsubstanz“, „soudures“ von Viallanes):

1. eine obere mit den Lappen der Gegenseite *Vschm o H* Fig. 20, Taf. X);
2. eine untere mit diesen Lappen *Vschm un H* Fig. 20, 24, Taf. X; Fig. 36);
3. zwischen Haupt- und Nebenlappen (*Vschm H N* Fig. 35, Taf. XI, XIII);
4. zwischen den Ersthirnlappen und der „parosmetischen“ oder „Nebenriechmasse“ des Zweithirns (s. u.!) (*Vschm E Z* Fig. 6, 10, Taf. IX; Fig. 36);
5. zwischen Hauptlappen und innerer Sehmasse (*Vschm H in Sm* Fig. 23, Taf. X; Fig. 36);
6. vielleicht auch zwischen Ersthirn und Dritthirn (Fig. 7, 10, 11, Taf. IX).

Außer dem Zentralkörper gehören nach Viallanes noch drei kleine Lobi zum „Mittelersthirn“ (protocérébron moyen), nämlich die paarigen lobes latéraux und der unpaare lobe médian. Ich halte es aber — wie schon erwähnt — für richtiger, diese drei Lobi als Teile der Protozerebralloben aufzufassen. Ich unterscheide die lobes latéraux als „Nebenlappen“ von den Protozerebralloben Viallanes', den „Hauptlappen“ und bezeichne beide

zusammen als „Ersthirnlappen“. Der lobe médian von VIALLANES verbindet als „Mittelstück“ die beiden „Nebenlappen“ und ist eine der vielen Verschmelzungen der beiden Ersthirnhälften.

Die Nebenlappen (*Ne La*) (nach VIALLANES: les lobes latéraux du protocérébron moyen) liegen vorwärts und etwas median von den Hauptlappen. Sie geben auf Horizontalschnitten meist füllhornartige Bilder (Fig. 33, 34). Sie grenzen hinten an die Hauptlappen und an die Stiele (*Ha La* und *Sti* Fig. 34), seitlich und vorne an den tiefen seitlichen Spalt zwischen Erst- und Zweithirn (*Sp E Z*), median an das „Mittelstück“ (*Mi*) und die medianen Teile der Stiele bzw. an den großen „Riechstrang“ (*Br H R*), unten und oben gehen sie bis zum Neurilemm.

In der Struktur unterscheiden sie sich wie das Mittelstück in keiner Weise von den Hauptlappen. Auch aus diesem Grunde faßt man die Nebenlappen besser mit den Hauptlappen zusammen als mit dem Zentralkörper, der bekanntlich viel dichter gefasert ist.

Die Nebenlappen besitzen bei Forficula Faserverbindungen nach dem Zentralkörper, nach den Stielen, dem Riechlappen, den Hauptlappen und unter sich. Sie stellen also einen der am besten verbundenen Hirnteile dar und sind daher für Orthopteren wohl von besonderer Wichtigkeit. Von oben nach unten beobachtet erscheint zuerst ein kräftiges Faserbündel zwischen den Nebenlappen jeder Seite (Fig. 33 *Br vo N*). Es liegt vor den medianen Enden der Pilzstiele und tritt aus dem medianen Rande des Füllhorns aus. Fast gleichzeitig scheint eine schwächere Kommissur hinter den medianen Stielenden demselben Zweck zu dienen. Sie kommt aber aus dem verjüngten Teil der Nebenlappen, also aus der Füllhornspitze. Sodann kommen Faserbrücken wohl zu den „Zapfen“ der medianen Stielenden (*Br N Za* Fig. 33). Sie treten ebenfalls aus den Füllhornspitzen. Gleichzeitig geht ein Bündel aus dem lateralen Füllhornrand zu den angrenzenden Hauptlappen und dringt tief in diese ein (*Br N H* Fig. 33). Endlich verläßt noch ein sehr kompaktes Bündel zum Riechlappen auf dieser Höhe den Nebenlappen (*Br N R* Fig. 33). Es verläßt ganz vorne die Mitte des breiten Füllhornrandes und dringt als breites Band durch den Riechlappen bis zu seinem äußersten lateralen Rand. Seine Fasern breiten sich in den hellen Zwischenräumen zwischen den Glomerulen aus. Nochmal etwas tiefer erscheint eine sehr kräftige Brücke — ähn-

lich der vorigen — zwischen den Nebenlappen jeder Hirnhälfte. Sie liegt wieder hinter den medianen Stielenden und gibt deutliche Zweige ab, die nach hinten in die konkave Fläche der kleinen Zentralkapsel eindringen (*Br hi N Z K* Fig. 34), vielleicht auch solche nach vorn in die Stielenden. Bei Forficula finden sich also von den Nebenlappen ausgehend:

1. eine vordere Brücke zu den Nebenlappen der Gegenseite zu oberst *Br vo N*;
2. wahrscheinlich eine hintere obere Brücke zu den Lappen der Gegenseite;
3. eine hintere untere Brücke zu den Lappen der Gegenseite, zur kleinen Zentralkapsel (und vielleicht zu den Stielen) *Br hi N Z*;
4. eine seitliche Brücke zu den Hauptlappen des Ersthirns *Br H N*;
5. eine besondere hintere Brücke zu den Zapfen der Stiele *Br N Za* (?) (vielleicht = 3.?);
6. eine vordere Brücke zu den Riechballen *Br N R*.

An Verschmelzungen, d. h. an Stellen, wo sich die „Punktsubstanz" der früheren Autoren in diejenige benachbarter Hirnteile gleichartig fortsetzt, konnte ich von oben nach unten folgende feststellen: Ganz oben werden die Nebenlappen durch die medianwärts gerichteten Wurzeln der Stiele auf einen schmalen Streifen zusammengedrängt, der sich median nach hinten, und lateral nach der Außenseite in die Hauptlappen fortsetzt und median außerdem nach innen und unten mit dem Mittelstück und den Nebenlappen der Gegenseite verschmilzt. Diese letzte Verschmelzung wird nach unten immer breiter und ist nur ganz kurz durch das mächtige proto-deuterocerebrale Faserbündel („Riechstrang") unterbrochen. Durch diese Unterbrechung und nur in diesem Augenblick erscheint das Mittelstück selbständig. Bis hierher waren die Nebenlappen von den Hauptlappen leidlich geschieden. Auch äußerlich zeigte sich die Trennung durch eine deutliche Furche (*Sp H N* Fig. 33), die von dem tiefen proto-deuterozerebralen Spalt ausging. Nun beginnt aber auch eine Verschmelzung der Nebenlappen mit den Hauptlappen nach der Außenseite (*Vschm H N* Taf. XIII). Noch etwas tiefer fließen Hauptlappen, Nebenlappen und sogar Zweit- und Dritthirn zu einer zusammenhängenden Masse ineinander; das Mittelstück ist in dieser Tiefe schon verschwunden (Fig. 6, Taf. IX; Fig. 36).

Vergleichen wir wieder diese Befunde mit den Verhältnissen bei Acridiern, so zeigen sich sonderbarerweise Unterschiede, denn VIALLANES fand umgekehrt die Verschmelzung der drei Lappen (Nebenlappen und Mittelstück) vorne, d. h. auf Forficula übertragen: oben, während sie hinten völlig getrennt sind; außerdem ist dort die obere (d. i. unsere hintere) Kapsel des Zentralkörpers vorne mit jenen drei Teilen verwachsen, hinten aber frei. Auch diese Verschmelzung (bei Forficula: oben mit der hinteren Kapsel) scheint Forficula zu fehlen.

Zu den Nebenlappen gehört ein Teil der Ganglienzellen im tiefen Spalt zwischen Erst- und Zweithirn (*SpEZ*). Sie sind durch Größe und Färbung nicht ausgezeichnet. Ich fand eine Einströmung mit zahlreichen Fasern (*Ei* Taf. XIII).

Das „Mittelstück" der Protozerebralloben (*Mi*) (le lobe médian von VIALLANES) liegt bei Forficula unmittelbar vor den medianen Teilen der Pilzstiele (Fig. 4, Taf. IX, XIII). Es hat die Form eines Querbalkens, dessen Langseiten leicht sanduhrförmig einwärts geschwungen sind. Es ist aber nur sehr schwach entwickelt und kann als bloße quere Verschmelzung der paarigen Nebenlappen angesehen werden. Doch mag es immerhin — mit VIALLANES — als besonderer Gehirnteil aufgefaßt werden, da andere Gehirnteile Faserbrücken dorthin senden.

Ein kräftiges Bündel geht von den beiden seitlichen Enden zwischen den medianen Teilen der Pilzstiele und den Nebenlappen zu den Hauptlappen und vielleicht weiter zu den Stämmen der Stiele (*BrMiH* Fig. 34, Taf. XI, XIII). Es liegt unmittelbar unter den hinteren Kommissuren der Nebenlappen und kreuzt die mächtigen Bahnen, die vom Zweithirn zum Ersthirn gehen (den „Riechstrang"). Diese Kreuzung, die übrigens keine echte Durchflechtung ist, ist eine der auffälligsten Stellen des Forficula-Gehirns (Taf. XIII).

Außerdem setzt sich unser Mittelstück durch seitliche Verschmelzungen unmittelbar in die Nebenlappen und Riechlappen fort. Die Verschmelzung mit den Nebenlappen findet sich oben und unten (*VschmMiN* Fig. 33, 35); nur in der Mitte erscheint das Mittelstück durch den „Riechstrang" selbständig Fig. 34). Mit dem Riechlappen ist das Mittelstück nur unten verschmolzen (*VschmMiR* Fig. 35, Taf. XI, XIII). Bei den Acridiern fand VIALLANES allerdings nur vorne eine Verschmelzung der drei Lappen seines protocérébron moyen, die der oberen von Forficula entsprechen würde. Hinten erscheinen sie dort getrennt.

3. Die Hirnbrücke.

Synon.: s. p. 165!

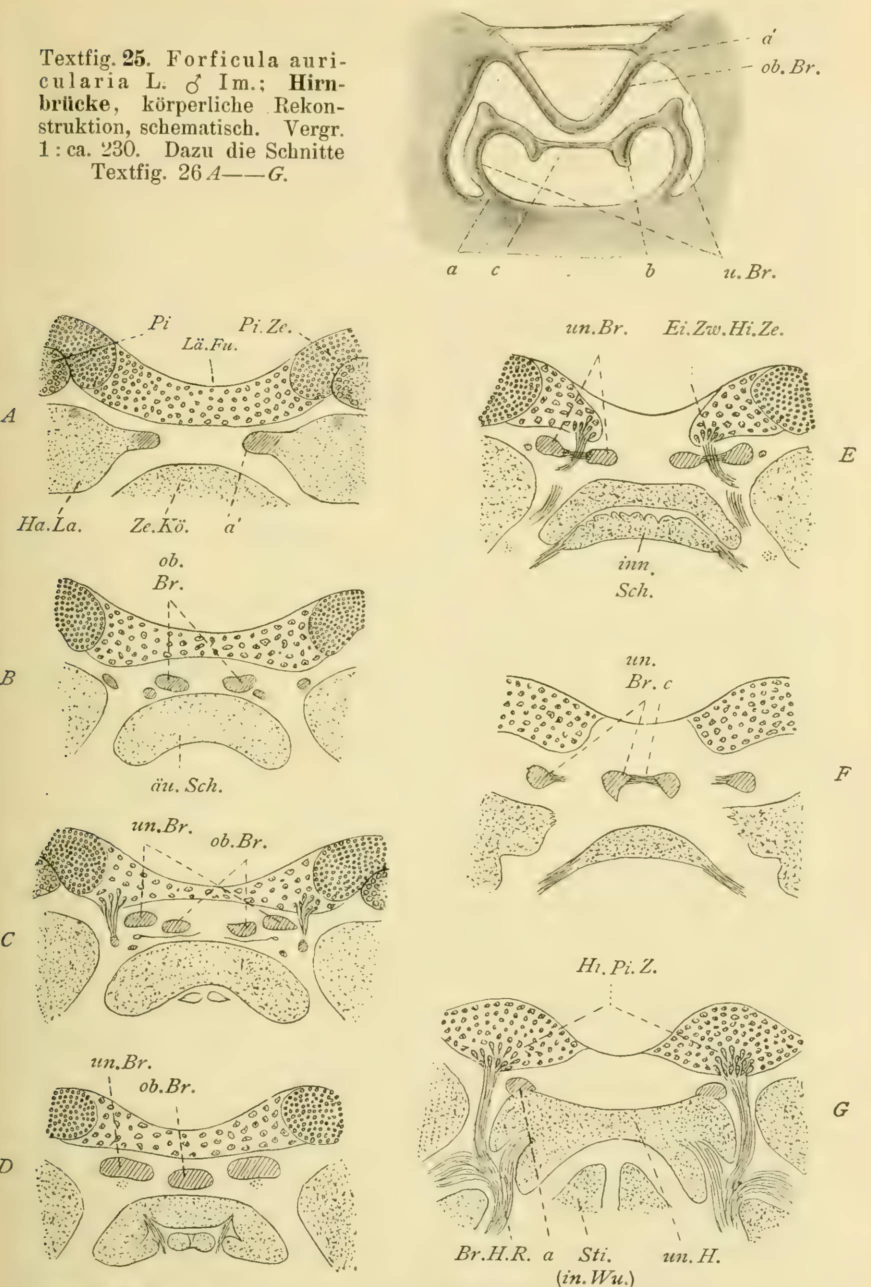
Abbildung: horiz.: Fig. 6, Taf. IX; Fig. 36, 37, Taf. XI, XII; Textfig. 26; quer: Fig. 25, Taf. X; körperl. Textfig. 25. } *Hi Br.*

Obwohl die Hirnbrücke ein charakteristischer und regelmäßig vorkommender Teil des Insektengehirns zu sein scheint, wurde sie wegen ihrer Kleinheit und versteckten Lage erst 1887 von VIALLANES mittels der Schnittmethoden entdeckt. Sie bildet bei den Acridiern einen hochgeschwungenen Bogen über dem Zentralkörper, der brückenartig zwischen den Hauptlappen des Ersthirns ausgespannt ist. Ähnlich sind Form und Lage bei Apis und Camponotus. Da sie nicht aus Faserbündeln, sondern aus „Punktsubstanz" besteht, so möchte ich den irreführenden Namen „Faserbrücke" (fibrillar arch KENYON 1896) vermeiden. Die Bezeichnungen „Ozellarnervenbrücke" (JONESCU) und „Nervenbrücke" (PIETSCHKER) gründen sich auf die Annahme JONESCUS, daß die Hirnbrücke „eine chiasmatische Bahn der Ozellennerven" darstelle (a. O. p. 142). Diese für Apis nachgewiesenen „engen Beziehungen zu den Ozellarnervenfasern" scheinen aber nicht allgemein und wesentlich zu sein. Denn bei Tieren mit Stirnaugen sind besondere Ozellenganglien ausgebildet, die Ozellarglomerulen (les tubercules ocellairs VIALL.). Außerdem ist die Hirnbrücke bei Insekten vorhanden und wohl ausgebildet, denen Ozellen fehlen. Meistens entsprechen aber teilweise oder ganz rückgebildeten Organen eben solche Nervenzentren (vgl. Libelle: rudimentäre Fühler und Riechlappen; Typhlopone und Anophtalmus fehlende Augen und Sehlappen; Eutermes peruanus ☿ (s. u. p. 252!) fehlende Augen und rudimentäre Sehlappen). Endlich fand PIETSCHKER bei einer und derselben Art (Camponotus ligniperdus) die Hirnbrücke gleich gut entwickelt, ob nun Ozellen fehlten (☿) oder nicht (♂, ♀).

Auch bei Forficula ist die Hirnbrücke wohl ausgebildet, obwohl Ozellen hier und anscheinend überhaupt[1]) bei Forficuliden nicht vorkommen. Sie liegt normal entsprechend der veränderten Gehirnlage hinter dem Zentralkörper. Völlig abweichend ist aber ihre Form. Ich gebe in Textfig. 26 eine Reihe von Horizontalschnitten, die die Hirnbrücke quer treffen. Durch deren Kombination erhält man den merkwürdigen und komplizierten Verlauf des Organes (Textfig. 25). Bei Apis ein einziger, plumper und wenig

1) S. p. 157 Fußnote.

Textfig. **25**. Forficula auricularia L. ♂ Im.; **Hirnbrücke**, körperliche Rekonstruktion, schematisch. Vergr. 1 : ca. 230. Dazu die Schnitte Textfig. 26 *A—G*.



Textfig. **26** *A—G*. Querschnitte der **Hirnbrücke** von Forficula auricularia L. ♂ Im.; Horizontalschnitte des Gehirns (Richtung *E* in Fig. 32, Taf. IX; Umrisse mit ABBÉ, schematisiert. *A* oberster, *G* tiefster Schnitt, oben im Bild ist hinten am Tier. In *G*: Ringstrang in drei Äste gespalten, deren einer zu den Hinterpilzzellen geht. Vergr. 1 : 188.

gekrümmter Bogen besteht sie bei Forficula eigentlich aus drei schlanken, hochgeschwungenen Bögen. Man könnte sie in eine untere Doppelbrücke (*u Br* Textfig. 25) und in eine obere einfache Brücke zerlegen (*o Br*). Die Doppelbrücke besteht aus zwei Bögen, von denen jeweils die medialen Bogenenden kürzer sind als die lateralen. Diese stehen auf dem unteren, medialen Teil der Hauptlappen auf (*a*), jene endigen frei und ohne sich zu berühren (*b*). Doch sind sie durch einen kurzen Faserstrang medianwärts vereinigt (*c*). Die obere, einfache Brücke (*o Br*) steht sozusagen auf dem Kopf. Ihre Pfeiler endigen auf dem oberen, medialen Teil der Hauptlappen (*a'*). Der mediane, scharf gekrümmte Teil dieser Brücke ragt zwischen die zwei Bögen der Doppelbrücke hinein. Einen Zusammenhang beider Brücken konnte ich nicht feststellen. Da, wo die einfache Brücke oben dem Hauptlappen aufsitzt (*a'*), sind zwei deutliche dünne Faserbündel zwischen den Hauptlappen ausgespannt: dies sind die schon erwähnten hinteren Ersthirnkommissuren.

Beziehungen zwischen der Hirnbrücke, den Pilzen und den großen Zwischenhirnzellen („pars intercerebralis") sind nach der Richtung des Faserverlaufes höchst wahrscheinlich vorhanden, der exakte Verlauf im einzelnen ist aber überaus schwierig und mühsam zu verfolgen. (Über die mediane Faserkreuzung unter der Hirnbrücke s. u. p. 195!)

Bei der vieluntersuchten Periplaneta und bei Lepisma haben wir keine Angaben über Vorhandensein und Ausbildung der Hirnbrücke. Leider nimmt auch die ALTENsche Arbeit, die zahlreiche Arten der Hautflüglerordnung behandelt, keinen Bezug auf diese vermutlich nicht konstanten Verhältnisse.

4. Die Faserzüge innerhalb der Ersthirnlappen.

Die Fasermasse der Protozerebralloben besteht bekanntlich aus der „Punktsubstanz" der früheren Beobachter und aus Bündeln von groben Fasern, die die Punktsubstanz kreuz und quer, aber vollkommen regelmäßig und symmetrisch, durchsetzen. Die „Punktsubstanz" stellt einfach die letzten und überaus feinen Verästelungen jener Faserbündel vor, die sich innig verflechten. Nach FLÖGEL (1878) schwankt das Massenverhältnis zwischen Punktsubstanz und Faserbündeln. Bei Cossus fand er z. B. die ganzen Ersthirnlappen aus Faserzügen bestehend; d. h. also, daß dort die Verästelung und Verflechtung der Fasern weniger weit geht (vgl. u. p. 256: Dixippus!). Bei Forficula gibt es dagegen ziemlich

viel „Punktsubstanz". Die Faserzüge, die sie durchziehen, sind meist sehr mühsam zu verfolgen, wenn sie nicht längere Zeit parallel der Schnittrichtung verlaufen.

Der Riechstrang. Außer den anderweitig beschriebenen Faserbündeln möchte ich noch auf einen Faserzug näher eingehen, der an Größe und Deutlichkeit alle übrigen weit übertrifft: es ist das mächtige proto-deuterozerebrale Bündel, der „Riechstrang", der bereits mehrfach erwähnt wurde. Bei günstiger Schnittrichtung sieht man den Hauptlappen der ganzen Länge nach von hinten nach vorn in der Richtnng der Pilzstämme, aber etwas tiefer und mehr medial von einem lichten Gang durchbrochen, in dem das grobdrähtige und sehr breite Bündel verläuft. Seine Fasern kommen von den Zellen unter oder hinter den Pilzen, die an Größe den Zwischenhirnzellen (pars intercerebralis) wenig nachstehen (Fig. 11, Taf. IX; Textfig. 26 *Hi Pi Ze*). Diese Zellen sind überaus typisch und weitverbreitet. Ich bezeichne sie als „Hinterpilzzellen". Nach vorne kann man die Fasern bis zu den lateralen Zellen des Riechlappens verfolgen. Sie treten aus diesen zwischen den Glomerulen hindurch und bilden ein kräftiges Bündel, das aus mehreren Strängen besteht. Dieser Riechstrang zieht vom Riechlappen nach hinten ins Protocerebrum (*Br H R* Fig. 34) — nicht zu verwechseln mit einem ähnlichen, etwas höheren Faserzug vom Riechlappen zum Nebenlappen (*Br N R* Fig. 33) — und gabelt sich etwa auf der Höhe des Zentralkörpers in drei Äste: einen lateralen in den Hauptlappen (und vielleicht weiterhin in den Sehlappen), einen rückwärtigen zu den Hinterpilzzellen, und einen mehr medialen, ebenfalls rückwärtigen in den medialen Teil der Hauptlappen (Fig. 5, Taf. IX; Textfig. 26). Vielleicht treten auch einige von diesen letzteren Fasern in den Zentralkörper. Auf Sagittalbildern (Fig. 11, Taf. IX) erscheint der rückwärtige Ast wie eine Art Pilzstiel; die Gabelung erscheint als sternförmige Kreuzung oder als Faserwirbel. Sie entspricht wohl dem „Wurzelgeflecht" Flögels bei Periplaneta.

Die Hinterpilzzellen wie auch der Faserzug sind typische Bildungen, denn sie finden sich mit großer Beständigkeit bei fast allen untersuchten Insekten (vgl. Apis Textfig. 23, Dixippus Textfig. 39, Ödipoda Textfig. 37, Fulgora Textfig. 20). Es wäre möglich, daß dieses Bündel das Homologon des bei Eutermes gefundenen unteren rückläufigen Pilzstieles bildet (s. u. p. 252!) (Textfig. 34 *u rü Wu*).

Auf die Verschmelzungen und Faserbrücken der beiderseitigen Ersthirnlappen habe ich schon eingangs (p. 185 ff.) hingewiesen. Ich fasse hier sämtliche bei Forficula gefundenen Verschmelzungen und Kommissuren zusammen. Sie sind z. T. erst unten näher beschrieben. Es gibt demnach:

1. eine obere Verschmelzung der Hauptlappen jeder Seite: *Vschm ob H* Fig. 20, Taf. X;
2. eine untere Verschmelzung ebenso: *Vschm un H* Fig. 20, 24, Taf. X;
3. eine Verschmelzung zwischen Haupt- und Nebenlappen derselben Seite: *Vschm H N* Fig. 35, Taf. XI, XIII;
4. eine Verschmelzung zwischen Ertshirnlappen und Nebenriechmasse („parosmetischer Masse") des Zweithirns: *Vschm E Z* Fig. 6, 10, Taf. IX; Fig. 36;
5. eine Verschmelzung zwischen Hauptlappen und innerer Sehmasse: *Vschm H in Sm* Fig. 23, Taf. X; Fig. 36;
6. zwei Verschmelzungen zwischen Nebenlappen und Mittelstück: *Vschm Mi N* Fig. 33, 35;
7. eine obere Faserbrücke zwischen den Hauptlappen jeder Seite: *Br ob H* Fig. 1, Taf. IX; Fig. 24, Taf. X;
8. eine untere Faserbrücke zwischen denselben: *Br un H* Fig. 37;
9. eine hintere Faserbrücke zwischen den Hauptlappen: *Br h H* Fig. 33, 34;
10. eine vordere Faserbrücke zwischen den Nebenlappen jeder Seite (vor den medianen Pilzstielen): *Br vo N* Fig. 33;
11. eine hintere Faserbrücke zwischen den Nebenlappen jeder Seite (hinter den medianen Pilzstielen) und dem Zentralkörper: *Br hi N Z* Fig. 33;
12. eine seitliche Faserbrücke zwischen Haupt- und Nebenlappen derselben Seite: *Br H N* Fig. 33;
13. eine seitliche Faserbrücke zwischen Hauptlappen und Mittelstück: *Br H Mi* Fig. 34, Taf. XI, XIII;
14. eine seitliche obere Faserbrücke zwischen Hauptlappen und innerer Sehmasse: *Br H in Sm* Fig. 35, Taf. XI, XIII;
15. eine seitliche untere Faserbrücke zwischen Hauptlappen und mittlerer Sehmasse [1]): *Br H m Sm* Fig. 7, 24, 23, 22, Taf. X; Fig. 37;
16. zahlreiche Faserbündel zwischen innerer und mittlerer Sehmasse: *mi Kr* Fig. 23, 21, Taf. X;

1) Eventuell zwischen den mittleren Sehmassen jeder Seite.

17. zahlreiche Faserbündel zwischen mittlerer und äußerer Sehmasse („äußere Kreuzung“): *äu Kr* Fig. 22—25;
18. eine Faserbrücke zwischen Hauptlappen und Zentralkörper *Br H Z K* (?);
19. eine hintere Faserbrücke zwischen den Nebenlappen und Stielzapfen (?): *Br N Za* Fig. 33;
20. eine hintere Faserbrücke zwischen Zentralkörper und Pilzhüten (?);
21. eine Faserbrücke zwischen Zentralkörper und Riechlappen (?);
22. eine vordere (obere) Faserbrücke zwischen den Nebenlappen und Riechlappen derselben Seite: *Br N R* Fig. 33;
23. eine vordere (etwas tiefere) Faserbrücke zwischen Hauptlappen und Riechlappen („Riechstrang“): *Br H R* Fig. 5, 34;
24. eine mediale Faserbrücke zwischen Hauptlappen und Pilzhut: *Br me H Pi* Fig. 35;
25. eine laterale Faserbrücke zwischen Hauptlappen und Pilzhut: *Br la H Pi* Fig. 35, Taf. XI, XIII;
26. eine (obere) Faserbrücke zwischen den Riechlappen jeder Seite: *Br R* Fig. 33; Fig. 6, Taf. IX;
27. eine Verschmelzung zwischen Riechlappen und Mittelstück: *Vschm Mi Ri* Fig. 35, Taf. XI, XIII;
28. zwei (untere) Faserbrücken zwischen den Dritthirnhälften jeder Seite: *Br Tr* Fig. 13, 28, Taf. X; Textfig. 2.

Hier erwähne ich noch eine merkwürdige Faserkreuzung, die — äußerst zart und schwer aufzufinden — auf Horizontalschnitten (in der Richtung *B* auf Fig. 32, Taf. IX) median, vor der Hirnbrücke und gleich unter der hinteren Kapsel des Zentralkörpers liegt. Die Herkunft ihrer Fasern ist nicht sicher zu ermitteln. Wahrscheinlich kommen sie aus den Hauptlappen und gehen zur Hirnbrücke. Viallanes und Haller haben an dieser Stelle ebenfalls Faserkreuzungen abgebildet.

5. Die Zellrinde des Ersthirns.

Das Ersthirn (Protocerebrum) ist größtenteils von einer Zellhülle bedeckt, deren Mächtigkeit von 1 bis ca. 6 Schichten wechselt. Ihre Zellen sind im allgemeinen klein, z. B. im Vergleich mit denen von Dixippus. Sie unterscheiden sich gegenseitig, besonders nach Größe und Färbbarkeit. Man kann fünf Typen unterscheiden; 1. die normalen Ganglienzellen von mittlerer Größe und Färbbarkeit, die z. B. Haupt- und Nebenlappen, Riechlappen und Dritthirn umgeben; 2. die Zellen der

Pilze und der äußeren und mittleren Sehmassen, die — besonders die ersteren — sich durch Kleinheit und höchste Färbbarkeit hervortun. Der Übergang von diesen kleinen dunklen Zellen zu denen der Umgebung ist nicht allmählich, sondern plötzlich und unvermittelt; 3. „Riesenzellen“, die nur vereinzelt und an bestimmten Stellen der Zellrinde vorkommen, finden sich meist in der medianen Längsfurche zwischen den Pilzhügeln jeder Seite (hintere Pars intercerebralis, Zwischenhirnzellen) (Taf. XIII, *Ri Ze*). Sie besitzen im Gegensatz zu allen anderen einen sehr großen Zellkern mit deutlichem Nukleolus; ihr Querschnitt hat ungefähr das 10fache [1]) einer gewöhnlichen Ganglienzelle; 4. vielleicht kommt den Zellen hinter oder unter den Pilzen (Hinterpilzzellen) und median von ihnen (Zwischenhirnzellen) auch eine besondere Stellung zu. Sie sind größer als die Normalzellen, und von den Hinterpilzzellen geht bekanntlich der Riechstrang durch das ganze Ersthirn zu lateralen Zellen des Riechlappens; 5. sehr kleine Zellen, die mit Ausnahme der Chromatinkörner sich nur ganz schwach färben. Sie kommen — immer vereinzelt oder in ganz kleinen Gruppen — auch innerhalb der Fasermasse vor und liegen z. B. häufiger unterhalb und seitlich vom Zentralkörper. Sie werden z. T. als Kerne der Stützgewebszellen (Neuroglia) aufgefaßt (vgl. Taf. XIII).

Über die Zugehörigkeit der verschiedenen Zellpartien zu den einzelnen Teilen des Ersthirns wird in den betreffenden Abschnitten gesprochen (Pilzzellen p. 202, Opticuszellen p. 212, Nebenlappen p. 189, Zentralkörper p. 184).

Die Zellhülle ist vorne im Winkel zwischen den Riechlappen (vor dem „Mittelstück“ der Nebenlappen und vor der Faserbrücke der beiden Riechlappen) nur ganz dünn und fehlt völlig auf der Dorsal- und Ventralseite des Ersthirns (vgl. z. B. Fig. 10—12, Taf. IX; Textfig. 6!).

Von den zahlreichen Einströmungen der Zellfasern in die Markmasse („Faserpforten“) fällt besonders eine deutliche Pforte lateral von den Pilzen auf: Textfig. 29 *Ei*; eine weitere größere Pforte liegt da, wo der Sehlappen dem Hauptlappen aufsitzt und zwar dorsal. Merkwürdig sind auch die deutlichen Einströmungen der Zwischenhirnzellen durch die Bögen der Hirnbrücke: Textfig. 26 *Ei Zw Hi Ze*.

---

1) Dasselbe Verhältnis findet FLÖGEL (1878) bei Aeschna mixta, einer Wasserjungfer.

Hier erwähne ich noch eine sonderbare Zellgruppe, die jederseits zwischen den Pilzen und den Sehlappen liegt. Es liegen hier mehrere Riesenzellen beisammen (Fig. 22, 23 *Rie Ze*), die sich auch durch ihre Färbung von den Nachbarzellen unterscheiden. Diese Riesenzellen entsprechen vielleicht den Ganglienbildungszellen, die HEYMONS beim Forficulaembryo beschreibt.

6. Die Pilze.

Synon.: s. Tab. p. 165.

Abbildungen: horiz.: Fig. 3—6, Taf. IX; Fig. 33—37, Taf. XI, XII, XIII; Fig. 29, Taf. IX; quer: Fig. 26, Taf. X; Körperl. Fig. 29 u. 29a, Taf. IX; sagitt.: Fig. 10—12. } *Pi. Au Pi. In Pi. U Pi*

Die Pilze sind bekanntlich von besonderer Bedeutung, weil sie vor allem komplizierten Instinkten dienen und bei den höher entwickelten Formen wahrscheinlich auch den Sitz des Gedächtnisses darstellen.

Über die Pilze von Forficula sagt FLÖGEL (a. a. O. p. 574), bisher der einzige Gewährsmann für dieses Objekt: „... ein sehr wesentlicher Unterschied (nämlich gegenüber Blatta [Periplaneta] orientalis) stellt sich auf den ersten Blick bei den „Bechern“ heraus. Der „Hinterast“ begibt sich freilich ebenso nach oben und hinten; indes gibt es hier nicht vier, sondern nur zwei Körper, welche als die verschmolzenen Becher angesehen werden müssen. Sie sind nicht mehr becherförmig, sondern stellen sich als rundliche Massen dar, von allen Seiten bekleidet mit sehr kleinen Ganglienzellen. (Bei genauem Zusehen findet man aber doch seichte Vertiefungen.)“

Demgegenüber stellte ich folgendes fest: Forficula auricularia L. besitzt jederseits nicht ein, sondern zwei Pilze, nämlich einen oberen Sammelpilz, der aus drei Teilpilzen besteht und einen unteren einfachen Pilz. Infolge ihrer eigenartigen Lage sieht man sie nur auf gewissen schiefen Schnitten alle zusammen, während andere Schnitte nur einen oder zwei Pilze zeigen.

Eigenartig ist auch ihre Lage im Gehirn. Während sonst die Pilze dem Gehirn dorsal aufsitzen und ihre Stiele fast senkrecht nach unten senden (vgl. Periplancta orientalis (HALLER), Camponotus ligniperdus: H. PIETSCHKER, a. O. Textfig. 14; Apis mellifica L.: JONESCU a. O. Textfig. 10 *A* u. 13; Wespe nach Viallanes: JONESCU Textfig. 10 *B*; zahlreiche Hymenopteren: v. ALTENS Textfiguren), lagern sie bei Forficula ganz caudal und etwas nach unten verschoben. Diese ungewöhnliche

Lagerung ist aber nur die Folge einer veränderten Lage des ganzen Gehirns, da die Pilze und ihre Stiele zu den übrigen Gehirnteilen eine ähnliche Lage haben wie in anderen Gehirnen.

Die beiden (der untere einfache und der obere Sammelpilz) Pilze unterscheiden sich in mehreren wesentlichen Stücken. Der hintere oder untere ist wesentlich kleiner als der vordere oder obere (Fig. 12, Taf. IX *ob. Pi* u. *u Pi*). Er liegt diesem dicht an, ja seine Markmasse ist anscheinend ein wenig in die des oberen eingelassen. Sein breiter Pilzhut ist gewölbt und zeigt auf wenigen Schnitten seichte Einsenkungen an der Stelle, wo die Fasern aus den zugehörigen Zellen in die Fasermasse des Pilzes einströmen. Diese Form hat schon FLÖGEL für Forficula angegeben. Sie scheint bei Orthopteren die häufigste zu sein, da sie fast allen bisher untersuchten Vertretern zukommt und bis jetzt nur bei den Pilzen von Oedipoda und Periplaneta der Bechertyp gefunden ist.

Der Pilz zeigt zweierlei Struktur. Auf Sagittalschnitten (Fig. 12, Taf. IX) erscheint in der Mitte des Pilzes ein Zapfen von feinsten Fasern, die von den Pilzzellen herkommen und in den Stiel weitergehen. Dieser zentrale Teil erscheint demnach als die unmittelbare Fortsetzung des Pilzstiels nach rückwärts. In der Zapfenachse verläuft eine enge Höhlung, in welcher wenige Fäserchen liegen, die ebenfalls von den zum Pilz gehörigen Ganglienzellen herkommen. An der Stelle, wo die Höhlung nach außen mündet und die Zellfasern in sie eintreten, erscheint sie leicht trichterartig erweitert. Um jeden Zapfen herum liegt nun ein Mantel kleiner Faserbällchen, die an die Glomeruli des Riechlappens erinnern, jedoch weit kleiner sind (Fig. 6, 12, 26, Taf. IX bis XIII, *Pi Bä*). BÖTTGER hat für Lepisma ebensolche Faserbällchen beschrieben, welche die Stiele umgeben. Er hat sie in der Art erklärt, daß die zu den großen Fasern des Stils gehörigen Dendriten als Seitenästchen von den Fasern abgehen und in diesen Faserbällchen mit anderen Endbäumchen in Verbindung treten, was ich auch für sehr wahrscheinlich halte.

Der obere Pilz jeder Seite übertrifft den eben beschriebenen unteren fast um das doppelte an Volumen. Indessen ist er nicht etwa ein Pilz in vergrößertem Maßstab, sondern sozusagen aus drei Pilzen zusammengesetzt. Er besitzt nämlich drei dichtfaserige zentrale Zapfen, je mit umgebenden Faserbällchen, mit je einem Einströmungstrichter für die Zellfasern und je mit zugehörigen Ganglienzellen. Diese drei Einzelpilze liegen seitlich

nebeneinander ungefähr in derselben Horizontalebene (Fig. 26, Taf. X, *In Pi* u. *Au Pi*). Zwei von ihnen gehören wieder enger zusammen (*Au Pi*) und erscheinen auf manchen, namentlich Querschnitten wie ein einziger Einzelpilz. Der dritte dagegen ist immer besser getrennt und selbständiger (*In Pi*). Und zwar ist dieser selbständige Einzelpilz stets der innerste von den dreien, d. h. der mediane; der mittlere und der äußere, also die mehr lateralen sind die näher zusammengehörigen. Diese Trennung in drei Einzelpilze, die innerlich durch die Struktur so deutlich wird, ist äußerlich kaum angedeutet. Von außen erscheint der obere Pilz — abgesehen von geringen Kerben in der Zellenmasse — als einheitlich.

Das Lageverhältnis der Pilze unter sich ist von phylogenetischem Interesse, wie aus den Arbeiten verschiedener Autoren hervorgeht, so besonders aus der H. v. ALTENS für die Hymenopteren. Dieses Lageverhältnis wird bei Formen mit völlig getrennten Pilzen durch die sogenannte Spaltfurche („la scissure“ von VIALLANES) bezeichnet (Textfig. 10 von PIETSCHKER 1910) oder, wo diese nicht selbst erscheint, durch eine gemeinsame Tangente an die beiden kreisförmigen Tangentialschnitte der Pilzhüte. Nun besitzt aber Forficula unvollständig getrennte Pilze, so daß Tangentialschnitte das Bild zweier sich schneidender Kreise oder Ellipsen ergeben. In diesem Fall entspricht der Spaltfurche eine Linie, die durch die beiden Schnittpunkte geht. Schnitte, die die breite Hutfläche der Pilze tangential treffen, müssen bei Forficula von hinten oben nach unten vorn geführt sein. Derartige Schiefschnitte zeigen, daß der untere Pilz ziemlich genau hinter oder unter dem oberen liegt (Fig. 26, Taf. X, *u Pi*). Die Trennungsfurche verläuft also quer und horizontal. — Die Lage der Teilpilze des oberen großen Pilzes ist bereits bezeichnet worden.

Forficula besitzt also jederseits zwei Pilze, die hinter- oder übereinander liegen. Die beiden sind einander nicht gleichwertig. Der untere, kleinere ist ein großer einfacher Pilz, der obere, viel größere ist ein zusammengesetzter oder Sammelpilz, der aus drei Teilpilzen besteht, die einzeln etwas kleiner sind als der untere selbständige Einzelpilz. Von diesen drei oberen Pilzen habe ich die beiden äußeren enger zusammen gefaßt, da sie auch in einen einzigen Stiel übergehen. Wir werden also drei Stiele finden: den Stiel des unteren Pilzes, den des inneren oberen und den der beiden äußeren oberen Pilze.

Die Pilzstiele.

Synon.: s. Tab. p. 165.

Abbildungen: horiz.: Fig. 1—5, Taf. IX; Fig. 29, 29a, 31, Taf. IX; Fig. 33—35, Taf. XI, XIII; quer: Fig. 14 bis 27, Taf. X; sagitt.: Fig. 11, 12, Taf. IX; Textfig. 6. } *Sti. AuSti. Au Sta. AuZa. In Sti. In Sta. In Za. U Sti*

„Stiele" heißt man bekanntlich die nach vorn gehenden Fortsetzungen der Pilzhutfasermassen, die in die Protozerebralloben eindringen. Bezüglich ihrer Form, Lage und Ansatzstelle verhalten sie sich zu diesen Fasermassen ganz wie natürliche Pilzstiele zu ihren Pilzhüten. Forficula besitzt nun jederseits drei Stiele. Einer davon entstammt dem einfachen unteren Pilz, die beiden anderen dem oberen Sammelpilz. Von den drei Teilpilzen des letzteren bildet der mediane einen Stiel für sich, während die Fasern aus den beiden lateralen Teilpilzen noch vor ihrem Eintritt in die Protozerebralloben zu einem einzigen Stiel zusammenfließen. Der Verlauf der drei Stiele ist sehr ähnlich und die beiden Stiele des oberen Pilzes gleichen sich auch in der Verzweigungsweise. Diese Verzweigung gestaltet ihren Verlauf einigermaßen kompliziert. Sie durchziehen die Protozerebralloben, bogenförmig nach innen sich krümmend und gabeln sich in Äste (Fig. 29, Taf. IX). Dabei liegen sie stets dicht aneinander und ergänzen sich zu einem im Querschnitt etwa kreisrunden oder ovalen Stab. Ihre jeweilige gegenseitige Lagerung geht am klarsten aus Querschnitten des Stiels hervor. Ich werde von nun an zur leichteren Unterscheidung den Stiel des unteren Pilzes den „unteren Stiel" heißen (*u Sti*, in den Figuren grau), ferner den des medialen Teilpilzes den „Innenstiel" (*In Sti*, in den Figuren rot) und den von den Lateralpilzen den „Außenstiel" (*Au Sti*, in den Figuren graurot). Zunächst liegt der untere Stiel am meisten lateral und zugleich am tiefsten; der Innenstiel liegt medial und am höchsten, der Außenstiel hält die Mitte. Und zwar liegen alle drei Querschnitte in einer Geraden, die also schief von oben innen nach unten außen verläuft (O O O : O O O Fig. 5, 25—22, 29a: a, Taf. IX u. X). Gleich darauf sinkt der Außenstiel zwischen dem unteren und dem Innenstiel in die Tiefe, so daß die Querschnitte ein Dreieck bilden (O O O : O O O Fig. 21—18, 29a: b, Taf. IX). Diese Lagerung bleibt nun während des ferneren Verlaufs im allgemeinen bestehen. Die Stiele ziehen nun jederseits nach vorn, zugleich ein wenig nach innen und oben (Fig. 4, 12, 29, Taf. IX;

Fig. 33—35). Vorne, nahe an der Peripherie der Protozerebralloben, biegen sie medianwärts um und wenden sich für eine kurze Strecke nach innen und ein wenig nach oben (Fig. 2, 11, 12, 16—14, Taf. IX u. X).

Nun zweigt von sämtlichen drei Stielen je ein Ast ab, der nach innen und nach unten bis zur Medianebene zieht. Die Verzweigungsstelle heißt FLÖGEL (1878) „Astwinkel" (Fig. 2, 3, 29, Taf. IX, 16—14, Taf. X *In Wu*). Diese drei Äste entsprechen den „inneren Wurzeln" JONESCUS und anderer Autoren und den „Balken" FLÖGELS. Die drei anderen Teiläste biegen bald nach der Abzweigung zurück, so daß sie einen Winkel von beiläufig 45° mit der ursprünglichen Richtung der Stämme bilden . . . „rückläufige Wurzeln" (Fig. 11, 12, 1, 29, 16—18, Taf. XI u. X, *rü Wu*). Da sich die gegenseitige Lagerung der Stiele kaum ändert, so erscheint der bisher ventrale untere Stiel infolge der Biegung zu oberst (Fig. 14, 15, 11, 12). Übrigens ist dieser rückläufige Ast des unteren Stiels nur ganz kurz, während die entsprechenden Äste des Außen- und des Innenstiels ziemlich lang und massig sind (Fig. sag. 11, 12; quer 15—21; hor. 1, 29). Diese letzteren enden ziemlich scharf begrenzt und ohne erhebliche Schwellung in der Fasermasse der Protozerabralloben[1]).

Kehren wir nun zu den drei Innenwurzeln zurück, so liegt hier der „untere Stiel", wie zu erwarten ist, vorne unten, die beiden anderen ungefähr untereinander, hinter dem „unteren". Wieder ist letzterer am dünnsten, der Außenstiel am stärksten entwickelt (Fig. 3, 26, 29a: d). Auch hört der „untere Stiel" in der Medianebene ohne weitere Verzweigungen auf. Nicht so die beiden anderen. Von diesen richtet sich der Außenstiel kurz vor der Medianebene dorsalwärts zu einem senkrechten Stab (*Au Stb*) auf, der auch ventralwärts einen kurzen Fortsatz trägt, an welchem die beiderseitigen Stiele sehr dicht zusammentreten. Auch der Innenstiel bildet einen ähnlichen senkrechten Stab vor dem eben genannten (*In Stb*). Die beiden Stäbe scheinen sich mit denen der Gegenseite zu berühren (Fig. 4, 3, 2, 5, 29, Taf. IX; 15—20, Taf. X; 33—35, Taf. XI; Textfig. 6).

Kurz bevor sich der Außenstiel zu dem genannten senkrechten Stab aufrichtet, gibt er einen weiteren kleinen Ast ab,

1) Die Angabe FLÖGELS, daß das „Vorderhorn", d. h. die rückläufige Wurzel bei Forficula „kompliziert verästelt" sei, ist demnach unrichtig.

welcher im Bogen nach hinten oben und medianwärts geht, und als kurzer Zapfen (*Au Za*) vor dem Zentralkörper endet. Er überdeckt noch ein wenig die innere, kleinere Schale desselben (Fig. 10—20; 3, Taf. IX u. X; 33, 34, Taf. XI; Textfig. 6, *Au St* Fig. 29, Taf. IX).

Der Innenstiel geht parallel dem Außenstiel und zeigt ganz dieselben Bildungen je vor den entsprechenden des Außenstiels, einen dorsalgerichteten Stab (*In Stb* Fig. 16, 17; 2, 3, 33; 29, Taf. IX—XI) und einen hinteren Zapfen (*In Za* Fig. 17—20; 2, 3, 33; 29). Zur Unterscheidung bezeichne ich die Bildungen des Außenstiels als Außenstab und Außenzapfen, die des Innenstiels als Innenstab und Innenzapfen.

Struktur. Die Pilzstiele scheinen aus lauter parallel verlaufenden Fasern zu bestehen. Über den Verlauf der Fasern findet man einige Angaben bei Kenyon und Haller. Ob die Stiele von einer Neurilemmscheide umhüllt sind, läßt sich nicht mit Sicherheit feststellen; doch sind ihre Schnittbilder immer scharf von den angrenzenden Hirnteilen abgesetzt und (bei Osmiumbräunung) sogar von einer deutlichen Linie umrissen. Merkwürdig schien mir ferner, daß sich bei Formolbehandlung die Längsschnitte der Stiele optisch anders verhalten als die Querschnitte, und die inneren Wurzeln anders als die rückläufigen. Sämtliche Querschnitte sind äußerst dicht und färben sich viel intensiver als die Fasermasse der Hauptlappen, auch tiefer als der Zentralkörper; die Längsschnitte der Stämme und der rückläufigen Wurzeln dagegen erscheinen locker faserig und viel heller als die Protozerebralloben. Viallanes machte zum Teil ähnliche Beobachtnngen: Bei den Akridiern schwärzte sich die innere, aber auch die rückläufige Wurzel viel dunkler als der Stamm des Stiels. — Tracheen konnte ich nie im Innern der Stiele finden, während sie bekanntlich alle anderen Hirnteile durchsetzen.

Die Pilzzellen.

Die beiden Pilze sind jederseits von einer Zellmasse haubenartig bedeckt, die sich von den angrenzenden Zellen scharf abhebt. Dies rührt daher, daß sich die Pilzzellen durch ihre dichte Stellung, ihre Kleinheit und starke Färbbarkeit vor allen andern, besonders vor den Zwischenhirnzellen (pars intercerebralis) auszeichnen. An Färbbarkeit übertreffen sie nicht nur die übrigen Ganglienzellen, sondern alle übrigen Gewebe des Kopfes bei weitem. Es ist beachtenswert, daß die Zellen der Pilze, also gerade der Hirnteile mit

höchster Funktion, an Größe hinter den andern zurückstehen. Die Intensivität der Färbung scheint mir weniger auf einer erhöhten Farbenempfindlichkeit zu beruhen, als auf der dichten Lagerung und vor allem auf dem Verhältnis der Kerngröße zur Plasmamasse. Der Kern nimmt nämlich auf Schnitten den größten Teil der Zellfläche ein, das übrige Plasma umhüllt ihn als verhältnismäßig schwacher Überzug. Bezüglich dieses Kernverhältnisses, der Größe, Dichtigkeit und somit auch der Färbbarkeit ähneln die Pilzzellen am meisten den lateralen Zellen des Sehlappens.

Lage, Schichtzahl, Gruppierung. Median grenzen die Pilzzellen an die sehr großen „Zwischenhirnzellen" (pars intercerebralis nach HALLER), lateral an die ebenfalls ziemlich kleinen, aber helleren Opticuszellen. Zu beiden Seiten der Pilzhüte reicht die Zellhaube herab bis zu der Fasermasse der Ersthirnlappen oder doch ganz nah an diese heran. Die Pilzhüte selbst sitzen den Ersthirnlappen ziemlich dicht auf, so daß fast keine Ganglienzellen dazwischen Platz haben. Diese Verteilung der Zellen ist bei den verschiedenen Insekten anscheinend verschieden. Ich werde unten darauf zurückkommen (p. 207). Die Schichtzahl der Pilzzellen beträgt zirka sieben.

Manchmal ist es durch Schrumpfung möglich, eine Anordnung der Pilzzellen in vier Gruppen wahrzunehmen, die wohl den vier Teilpilzen entsprechen. Vgl. auch p. 207! Über die Hinterpilzzellen und die Zwischenhirnzellen vgl. p. 196, Fig. 6 u. 11, Taf. IX.

Bei Forficula scheinen alle Faserfortsätze durch nur vier Faserpforten, die sich wie leichte Trichter in die Pilzhüte einsenken, in diese einzuströmen. Und zwar kommt je eine Einströmung auf einen Teilpilz. Bei anderen Pilztypen scheinen die Faserpforten zahlreicher zu sein und oft unregelmäßig zu liegen. Bei Acridiern liegen alle Pforten in einer Rinne, die an der inneren Becherwand ringsherum verläuft. Bei der indischen Stabheuschrecke Dixippus morosus konnte ich keine Gesetzmäßigkeit der vielen Einströmungen finden. Nach FLÖGEL senden bei Periplaneta die „Grund"-, „Rand"- und „Füllzellen" ihre Fortsätze in die becherförmigen Pilzhüte, die ventralen „Außenzellen" dagegen direkt in die Stiele. Bei Dytiscus, wo Pilzhüte noch fehlen, strömen alle Fasern in der Art jener Außenzellenfortsätze direkt ins Ersthirn. Wenn die Pilzhüte sich aus derartigen ursprünglichen Verhältnissen entwickelt haben, so könnte entsprechend der dritte

(„untere") Pilz von Forficula jenen ventralen „Außenzellen" homolog sein. — Von den übrigen untersuchten Insekten liegen meines Wissens keine Angaben über die Zahl und Anordnung der Pilzeinströmungen vor.

Zwischen den Pilzen und den übrigen Gehirnteilen bestehen zahlreiche Faserverbindungen, wie für andere Insekten von früheren Forschern festgestellt wurde. VIALLANES findet bei Acridiern und bei Gryllus folgende Bahnen, die von den Pilzen ausgehen (vgl. das Schema a. O. 1893, Taf. X): 1. zum Pilz der Gegenseite, 2. zur inneren Sehmasse, 3. zum Zentralkörper, 4. zum Riechlappen der gleichen und der Gegenseite. HALLER, der Imprägnations- und Vitalfärbungen verwenden konnte, fand bei Periplaneta or., Apis und Vespa — ohne die Befunde bei den verschiedenen Objekten immer ganz scharf zu sondern — (vgl. a. O. 1905, p. 252) Verbindungen: 1. mit dem Sehganglion, 2. mit der „ganzen Pars intercerebralis", 3. mit der „unteren Schlundganglienmassse und hierdurch selbstverständlich mit dem ganzen Bauchmark", 4. mit dem „Zentralganglion". Bei Forficula auricularia L. waren die entsprechenden Bahnen nur zum Teil nachzuweisen. Vgl. die Zusammenstellung auf p. 194.

Vergleichen wir unsere Befunde über die Pilzhüte von Forficula auricularia L. und ihre Stiele mit denen von anderen Orthopteren, so kommen hierfür nur wenige Arbeiten in Betracht. Am genauesten sind die Verhältnisse bei den Acridiern bekannt (Caloptenus italicus und Oedipoda coerulescens) durch VIALLANES 1887. Über „Acheta campestris" (jetzt Gryllus campestris L.) und Gryllotalpa vulgaris L. hat DIETL 1876 das Wesentlichste ermittelt. Periplaneta orientalis ist zwar schon mehrfach bearbeitet (FLÖGEL 1878; NEWTON 1879; BELLONCI 1881/82; HALLER 1904). Sie weicht aber gerade in diesen Dingen sehr weit von Forficula ab und ist in bezug auf die Pilze den höchstentwickelten Hautflüglern zu vergleichen. Auch hat der letzte Bearbeiter des Periplaneta-Gehirns, HALLER, sein Augenmerk hauptsächlich auf den Faserverlauf und die Histologie gerichtet. FLÖGEL hat bekanntlich schon 1878 eine Übersicht über die Pilzformen gegeben und darin 12 Typen aufgestellt. Er faßt dort unter dem Typus Forficula die Gehirne von Forficula, Acridium (jetziger Name?, vermutlich nicht Acridium aegypticum L. nach TÜMPEL 1901) u. a. zusammen. Ich werde daher zunächst zeigen, daß Forficula von den Acridiern bezüglich der Pilzausbildung ganz abweicht.

Nach VIALLANES (1887, a. O. p. 36) hat der Pilz der Acridier die Form einer Kugelhaube, deren Höhlung vom Gehirn abgekehrt ist, d. h. es ist bereits die Becherform vorhanden. Forficula besitzt aber diese noch nicht, sondern pilzhutähnliche Pilze mit nur unmerklichen Einsenkungen. Die Wölbung ist also hier umgekehrt, dem

Hirn abgekehrt (Fig. 3—5, Taf. IX). Bei Acridiern findet man im Innern des Pilzbechers eine Furche (sillon), die die einströmenden Fasern aufnimmt und die bei Forficula ebenfalls fehlt. — Im übrigen ist der einzige Acridierpilz nach VIALLANES' Beobachtung einheitlich. Forficula besitzt aber jederseits zwei Pilze, von denen einer wieder aus Teilpilzen zusammengesetzt ist (Fig. 12, 29, Taf. IX, Fig. 26, Taf. X). Schon diese wenigen aber wesentlichen Unterschiede würden genügen, um die Trennung der Acridier vom Forficulatypus zu rechtfertigen. — Wenn nun VIALLANES' Beobachtung zutrifft, so sind außerdem dort auch die Stämme einheitlich. Forficula hat aber drei deutliche Stiele[1]).

Ferner enden bei Acridiern die beiden Wurzeln je mit einer Verdickung, aber ohne weitere Verästelungen. Bei Forficula fehlen Verdickungen und zwei von den inneren Wurzeln (nämlich die des Außen- und Innenstiels) bilden je zwei kleine Endäste (die „Stäbe“ und „Zapfen“ (Fig. 16, Taf. X; Fig. 33, Taf. XI; Fig. 29, Taf. IX). — Weiter enden bei Acridiern beide Wurzeln völlig außerhalb der Fasermasse und umgeben von den Ganglienzellen, ähnlich wie ich es bei der rückläufigen Wurzel von Eutermes sah (Textfig. 35) und wie dies in geringerem Grad auch bei Periplaneta zu sein scheint (s. HALLERS Textfig. 6, p. 212). Bei Forficula sind aber beide Stielenden von Fasermasse umgeben (Fig. 2, Taf. IX; Fig. 12, 16, Taf. IX u. X). Am nächsten kommen die Stiele den protozerebralen Zellen an der Stelle, wo sie sich gabeln (Fig. 3, Taf. IX, Fig. 12, Taf. IX). Sie erreichen diese Zellen aber nicht oder berühren sie kaum, während sie bei Acridiern an dieser Stelle eine mächtige Knolle in dem „sillon latéral“ bilden, die von Zellen bedeckt ist (VIALLANES, a. O. Fig. 29). — Endlich zeigt bei Acridiern die innere Wurzel mehr vorwärts (im Sinne der Lage des Heuschreckengehirns), d. h. nicht so scharf medianwärts und vor allem etwas von hinten nach vorne. Auf die Lageverhältnisse bei Forficula übertragen, müßte dann bei uns die innere Wurzel von unten außen nach oben innen ziehen; sie zieht aber tatsächlich umgekehrt von oben außen nach unten innen (Fig. 16, Taf. X). — Es ist daher wohl begründet, Forficula vom Typus der Acridier, aber auch von dem von Gryllus und Gryllotalpa abzutrennen. Letztere

---

1) Man könnte — VIALLANES Beobachtung als zutreffend vorausgesetzt — die Acridier-Pilzstiele als Mittelstufe zwischen den dreifachen Stielen (von Forficula) und den einfachen (z. B. von Dixippus) auffassen. VIALLANES zeichnet nämlich Spuren einer 3-Gliederung der Stämme, ohne ihnen weitere Beachtung zu schenken. Außerdem bildet er die Querschnitte der rückläufigen Wurzeln deutlich zweiteilig ab, erwähnt dies aber im Text nicht. Beide Tatsachen stimmen aber genau mit den entsprechenden Verhältnissen bei Forficula überein. Vielleicht kann dies als Anfang einer Verschmelzung aufgefaßt werden. (Doch ist es unwahrscheinlich, daß auf diesem Wege die innige Vermischung und Durchkreuzung der Stielfasern bei Hymenopteren sich entwickelt.)

besitzen nach DIETL 1876 einheitliche Pilze und Stiele ohne Verästelungen der inneren Wurzel, ebenso wie die Acridier, von denen sie sich aber durch ihre „plattenförmigen" Pilzhüte unterscheiden.

Einen weiteren Typus stellt unter den Gradflüglern Periplaneta vor. Hier gibt es jederseits zwei Pilze mit je einem Stielchen. Die kurzen Stielchen verschmelzen bald zu einem gemeinsamen Stamm, der sich dann wie gewöhnlich in zwei Wurzeln gabelt. Verästelungen der inneren Wurzel fehlen. Leider sind wir noch nicht imstande, die Beziehungen und die Homologisierung der Pilze von Periplaneta und Forficula festzustellen. VIALLANES unterläßt es in seiner Arbeit über das Acridiergehirn, dieses mit dem Gehirn von Periplaneta zu vergleichen, „parceque dans ces groupes la structure cérébrale diffère d'une manière assez notable de ce que nous venous de décrire chez le criquet". Die Pilzhüte von Periplaneta zeigen eine ganz merkwürdige Ähnlichkeit mit denen sozialer Hymenopteren, wie bereits betont wurde. Dies sollen aber nur Konvergenzbildungen sein. Ob bei Periplaneta eine „Kreuzung" der Stiele besteht, ist meines Wissens immer noch nicht festgestellt.

Die große Veränderlichkeit der Stiele wird besonders durch die Befunde bei Lepisma und Vespa erwiesen. Bei den den Orthopteren nahestehenden Apterygoten fand nämlich BÖTTGER (Lepisma saccharina L., 1910) überraschend abweichende Verhältnisse. Als Pilz findet sich dort eine vollkommene Faserkugel [1]) mit deutlichen kleinen Ballen (Glomerulen). Interessant sind hier die Stielbildungen. Jede Wurzel verästelt sich vielfach und jedes Ästchen endet sofort in einer Faserknolle; es entstehen so traubenförmige Gebilde. BÖTTGER unterscheidet eine vordere und eine hintere Traube. Vielleicht ist letztere [2]) den Verästelungen der inneren Wurzel bei Forficula homolog. — Die Veränderlichkeit in der Ausbildung der Stiele geht auch aus den Verhältnissen bei Vespa hervor. Hier sind sonderbarerweise — da doch der Pilzhut seine höchste Ausbildung erlangt und riesige Größe annimmt — die beiden Wurzeln stark rückgebildet und nur durch dünne Faserzüge angedeutet [3]) (VIALLANES).

Nach FLÖGEL 1878 soll auch der „Astwinkel", d. h. der Winkel zwischen dem nach hinten (bzw. oben) ziehenden Stamm der Pilzstiele und der inneren Wurzel verschieden ausgebildet sein. Dieses „Knie" der Stiele ist scharf umgebogen bei Periplaneta und Forficula, dagegen sanft bei Dytiscus.

Da durch die Untersuchungen an Hymenopteren eine „Kreuzung" der Stielfasern festgestellt wurde (JONESCU, p. 138, v. ALTEN), und KENYON den Faserverlauf im einzelnen mittels Imprägnation nach-

1) Oder vielmehr zwei Dreiviertelskugeln.

2) Nicht die vordere, wie BÖTTGER vermutet, da nicht die vordere oder rückläufige Wurzel verästelt ist (Angabe FLÖGELS), sondern die innere Wurzel.

3) Zweifellos ist eine diesbezügliche Bemerkung von JONESCU 1908 (a. O. p. 139) irrtümlich.

weisen konnte, so ist es naheliegend, diese Kreuzung auch bei Forficula zu suchen. Bei Apis (Fig. 31 *A*, Taf. IX) kommt von jedem Pilz ein Ast; beide Äste verschmelzen für kurze Zeit zur „Kreuzung", um dann sich wieder in die beiden Wurzeln zu gabeln. Die Fasern aus den zwei Ästen treten in der Kreuzung zusammen und gabeln sich je in zwei Zweige. Ein Faserzweig geht in die innere, der andere in die rückläufige Wurzel. Jede Wurzel enthält somit Fasern von beiden Ästen und Pilzen. Die Wurzeln sind also ganz anders gebaut als die Äste und nicht, wie man zunächst annimmt, eine entsprechende Gabelung der Stämme, nur nach der entgegengesetzten Seite. Die Äste sind aus gleichartigen Fasern zusammengesetzt („rein"), die Wurzeln aus verschiedenartigen („gemischt"). — Gehen wir jetzt zu Forficula über, so fehlt überhaupt eine Verschmelzung der Stiele. Diese bleiben vom Anfang bis zum Schluß gesondert und aus gleichen Fasern, d. h. Fasern eines einzigen Pilzes zusammengesetzt. Zur Bildung der Wurzeln gibt es zwar auch eine Gabelung, aber die Stiele überkreuzen und überlagern sich nur (als ganze Gebilde); sie durchkreuzen und durchdringen sich nicht. Wir haben somit bei Apis eine einzige rückläufige Wurzel mit gemischten Fasern, bei Forficula zwei rückläufige Wurzeln mit reinen Fasern, ferner: bei Apis sind Äste und Wurzeln verschiedenartig, jene rein, diese gemischt, bei Forficula sind beide gleichwertig: rein. Diese beiden bedeutsamen Unterschiede machen aber eine Homologisierung der Forficula- und Apispilze unmöglich (Fig. 31 *A* u. *B*, Taf. IX).

Die Anordnung der Pilzzellen ist ebenfalls verschieden, wie schon oben angedeutet wurde (und p. 203). Bei Forficula reichen die kleinen Pilzzellen bekanntlich zu beiden Seiten der Hüte herab bis ganz oder nahe an die Ersthirnlappen; bei Ödipoda und Caloptenus liegen dagegen gewöhnliche Ganglienzellen zwischen der Unterseite des Pilzhutes und den Hauptlappen; die Pilzzellen reichen nicht an diese heran (s. Viallanes, 1887, a. O. Taf. II, Fig. 13; Taf. VI, Fig. 45). Dieser Unterschied ist wohl unwesentlich und erklärt sich dadurch, daß bei Forficula die Pilzhüte den Hauptlappen ziemlich satt aufliegen, bei Ödipoda aber etwas abstehen. Noch auffälliger ist dieser Unterschied der Zellenanordnung bei Eutermes peruanus ♀. Die eigentlichen Pilzzellen kommen hier kaum über die Ränder der becherförmigen Hüte herab (s. u. p. 252 u. Textfig. 32).

Übersicht über die verschiedenen Pilztypen der Insekten.

Im folgenden gebe ich eine Zusammenstellung der Modifikationen, die bisher an den Pilzen der Insekten beobachtet wurden. Die Abänderungen betreffen die Pilzzellen, die Pilzhüte, die Zahl und die Wurzeln der Stiele.

Die Pilzzellen sind von den benachbarten Zellen in Größe und Färbung entweder gar nicht oder nur wenig oder deutlich

differenziert; sie können in ein, zwei oder drei Gruppen angeordnet sein (nach der Zahl der Pilzhüte).

Die Pilzhüte können ganz fehlen, einfach, zweifach oder dreifach ausgebildet sein. Sie sind bald völlig voneinander getrennt, bald mehr oder weniger verwachsen. Auch ihre Größe schwankt außerdentlich. Sie haben die Form einer Platte, eines kleinen Höckers, einer Keule, einer Schale, eines Kelches mit großem Randwulst oder eines Bechers ohne Rand.

Meist teilt sich der Stamm des Pilzstiels in zwei Wurzeln, die innere und die rückläufige Wurzel. Eutermes besitzt noch eine zweite (untere) rückläufige Wurzel, Dixippus hat eine dritte „untere Wurzel“. Gewöhnlich ist nur ein einziger Stiel jederseits vorhanden, nur Forficula hat deren drei.

Die rückläufige Wurzel endet meist blind, bei Lepisma dagegen mit einer „Traube“. Die Endigung liegt bald innerhalb, bald außerhalb der Fasermasse; das Ende ist keulenförmig verdickt oder unverdickt. Die gewöhnlich unverästelte Wurzel soll bei Schmetterlingen kompliziert verästelt, bei der Wespe dagegen rückgebildet sein.

Die innere Wurzel endet meist unverästelt. Bei Forficula aber bildet sie zwei dorsale[1]), bei Dixippus zwei medianwärtige Äste, bei Lepisma eine „Traube“. Ihr Ende ist bald breit, bald spitz, bald keulenförmig Es liegt innerhalb oder außerhalb der Fasermasse. Der Zwischenraum zwischen den Wurzelenden der beiden Hirnhälften (die „Naht“) ist meist eng, zuweilen aber sehr weit.

7. Die Sehlappen.

Synon.: s. p. 165. Abbildungen: horiz.: Fig. 6, 7, Taf. IX; Fig. 35 bis 38, Taf. XI; Textfig. 6; quer: Fig. 18—25, Taf. X; Körperl. Textfig. 9, 11; sagitt.	*Se.La.*, *äu.Se.Ma.*, *mi.Se.Ma.*, *in.Se.Ma.*, *äu.Kr.*, *mi.Kr.*, *in.Kr.*

Die Sehlappen von Forficula sind, wie bei anderen Insekten paarige seitliche Fortsätze der Ersthirnlappen. Sie entspringen bei Forficula ziemlich tief an den Lobusseiten und ziehen lateralwärts und etwas nach abwärts zu den Fazettenaugen. Texfig. 6, Fig. 37, 38, 40, 7, 24, 25, Taf. IX—XII *Se La.*

---

1) Allerdings nur die inneren Wurzeln des Innen- und Außenstiels, nicht auch des unteren Stiels.

	I. Pilzzellen	II. Pilzhüte	III. Rückläufige Wurzel	IV. Innere Wurzel	
1.	undifferenziert	fehlen			Hemipteren[3, 4], kl. Flieg.?[3] Collembole[1] Procrustes cor.[2]
2.	1fach, wenig differenz.	„			Tabanus[3], größere Flieg.?[3]
3.	1 „ deutlich „	„		·	Aeschna[3]
4.	2 „ „ „	„			Dytiscus[8, 5], Hydrophilus[3]
5.	1 „ wenig „	1fach, Platte	1f., E. innerh., unveräst., ohne K., dazu ein „unterer Stiel“!	1fach, E. innerh.[17], 2 med. Äste	Dixippus morosus[1]
6.	1 „ deutlich „	1 „ „	1fach, unverästelt	1fach, unverästelt	Gryllotalpa[6], Gryllus[6]
7.	3(4)fach[12], deutlich differenziert	2fach[13], Platte, verwachsen	2fach[14], Ende innerh., unverästelt, ohne Keule	3f.[15], Ende innerh., 2 dorsale Äste, ohne Keule	Forficula[1]
8.	1fach (?) deutlich diff.	1 „ Kelch	1f.(?)[16], E. außerh., unv., K.	1f.(?)[16], E. außerh., unv. K.	Acridier[7]
9.	1fach, deutl. differenz.	1 „ Höcker	kompliziert	Naht weit, E. breit, Naht eng	kleine Schmetterlinge[3]
10.	2 „ undeutlich diff.	2 „ Keule	1fach, dick	Ende spitz	Thendrediniden[3, 8]
11.	2 „ „ „	2f., dreiv. Kugeln, verwachs.	1 „ mit Traube	1fach, mit Traube	Thysanuren[9]
12.	2 „ „ „	2fach, Schale	2 „ dick	Ende spitz	Cynipid.[3, 8], Uroceriden[8]
13.	2 „ deutl. differenz.	2 „ Becher, sehr klein	kompliziert verästelt	Naht sehr weit	Cossus[3], Sphinx[3], Vanessa[3]
14.	2 „ „ „	2 „ „ groß	1fach (?)	1fach (?), Naht eng, E. breit	Blatta[2, 3] (= Peripl.)
15.	2 „ „ „	2f., Becher, aber massiv, groß	obere und untere rückl. W.		Eutermes per. Arb.[1]
16.	2 „ „ „	2f., Kelch m. Randwulst, groß	1fach	1fach, Naht eng, Ende breit	Camponotus[11], Formica[3], Pompilus[3], Ichneumon[3, 8] Braconiden[8]
17.	2 „ „ „	2fach, Kelch	1fach	1 „ Ende spitz	Aculeaten[2, 3, 8, 11], o. Vespa
18.	2 „ „ „	2f., Kelch m. Randw., riesig	rückgebildet		Vespa[3, 7]

Abkürzungen: K. = Keule; E. = Ende; Dreiv. = Dreiviertels; o. = ohne; 1f. = einfach.

1) Nach Kühnle 1913 (Tomocerus flav. Tullb.). — 2) Nach Haller 1904. — 3) Nach Flögel 1878. — 4) Nach der Abbildung von Bugnion 1908 (s. Textfig. 20) besitzt aber die Hemiptere Fulgora keulenförmige Pilze und deutliche Pilzzellen. — 5) Nach Berger 1878. — 6) Nach Diete 1876. — 7) Nach Viallanes (Oedipoda und Caloptenus). — 8) Nach Alten 1910. — 9) Nach Böttger 1910 (Lepisma sacch. L.). — 10) Nach Pietschker 1910. — 11) Nach Jonescu 1908. — 12) Zwei Gruppen gehören wieder näher zusammen. — 13) Einer davon aus drei Teilpilzen bestehend. — 14) Eigentlich auch drei wie bei der inneren Wurzel; die rückläufige Wurzel des unteren Stiels ist aber sehr kurz. — 15) Entsprechend der Zahl der Zellgruppen. — 16) Vgl. Fußnote p. 205. — 17) Der Fasermasse.

Sie haben ungefähr die Form spitzer Paraboloide, doch ist die nach vorn gerichtete Fläche stärker gewölbt als die hintere (Fig. 37, 38). Mit der breiten Grundfläche sitzen sie den Protozerebralloben auf. Doch erscheinen sie durch eine mäßige Einschnürung an dieser Stelle ein wenig von jenen abgesetzt. Seitwärts hängen sie durch die Sehnervenbündel mit der subretinalen Nervenbündelschicht und den Augen zusammen.

Histologisch besteht der Sehlappen aus der in drei Sehmassen und die subretinale Nervenbündelschicht gegliederten Fasersubstanz, und den Sehganglienzellen, die die Fasermassen allseitig umkleiden. Die drei Sehmassen liegen als äußere, mittlere und innere Fasermasse seitlich nebeneinander. Sie stehen durch Verbindungsfasern miteinander, mit den Protozerebralloben und wohl auch mit den übrigen Gehirnteilen in Beziehung. Diese Verbindungen wurden wegen ihres Faserverlaufs als „innere" (Jonescu 1904), „mittlere" und „äußere" Kreuzung bezeichnet. (Fig. 23, 24, Taf. X *inn, mi, äu Kr*).

Die Gesamtheit der aus der äußeren Fasermasse zum Auge tretenden Nerven heißt subretinale Schicht (*su Bü sch*). Sie besteht aus zahlreichen dünnen Bündeln. Jedes einzelne Bündelchen entspricht offenbar einem Ommatidium des Fazettenauges. Die Zahl der Fazetten berechnet sich auf mindestens 200. somit sind ebensoviele Bündelchen anzunehmen. Sie vereinigen sich zu einem Strang, der in die äußere Fasermasse übergeht. Die Fasern treten in diese hinein und lassen sich durch sie hindurch bis zur mittleren Fasermasse weiter verfolgen. (Textfig. 6; Fig. 24, 25, Taf. X).

Die äußere Fasermasse *äu Se Ma* liefert dreieckige bis nierenförmige Horizontal- und Querschnittbilder (*äu Sm* Fig. 22—25, Taf. X; Fig. 37, 38, Taf. XII). Sie hat also ungefähr die Form einer plankonvexen bis konkavkonvexen Linse, die ihre erhabene Seite lateralwärts kehrt und mit der hohlen Innenseite über die mittlere Fasermasse etwas hergestülpt ist.

Die mittlere Fasermasse (*mi Se Ma*) ist voluminöser als die beiden andern. Sie liegt entsprechend der Richtung des Sehlappens etwas höher als die äußere (Fig. 20—25, Taf. X; Fig. 36 bis 38, Taf. XI. Ihre Form ist nicht leicht aus Schnitten zu erschließen. Sie gleicht ungefähr einem Ellipsoid oder einer bikonvexen Linse. Dieser Körper ist jedoch gewissermaßen in sich gedreht. Auf oberen Horizontalschnitten verläuft nämlich der Längsdurchmesser der Linse annähernd von hinten nach vorn,

und die flachere Wölbung des Ellipsoids oder — die Fasermasse als Linse gedacht — die Linsenfläche sieht fast nach außen (Fig. 36). Nach unten zu dreht sich aber jener Längsdurchmesser der Linse in der Horizontalebene nach vorne um ca. 70° (Fig. 37, Taf. XII; Fig. 7, Taf. IX), so daß er schließlich unten nur wenig von der Querrichtung des Kopfes abweicht und die Linse demnach nahezu nach vorn schaut (Fig. 38). — Eine entsprechende Drehung besteht von vorne nach hinten, wie sich aus den Vertikalschnittserien ergibt. Diese zeigen, daß der Längsdurchmesser vorne mehr dorsoventral verläuft (Fig. 20, Taf. X), dann sich in der Querebene dreht (Fig. 21—24) und hinten sehr schräg von oben innen nach unten außen zieht (Fig. 25, Taf. X), also sich stark der Horizontalebene nähert; d. h. die Linsenfläche sieht vorne nach außen (lateralwärts), hinten dagegen schräg nach oben. — Auch das Maß der Linsenwölbung ist verschieden: die oberen Horizontalschnittbilder und auch die vorderen Vertikalschnittbilder sind nahezu Kreise (Fig. 36, 7, 20, Taf. IX—XI). Andererseits zeigen die unteren Horizontal- und die hinteren Vertikalschnittbilder starke Abplattungen in der oben beschriebenen Richtung Fig. 30; 25, Taf. XII u. X. — Die innere Struktur der mittleren Fasermasse zeigt die Dreiteilung in zwei periphere dunklere Schichten aus radiären und eine mittlere (zentrale) helle Zone von tangential verlaufenden Fasern, wie sie von dem Sehlappen der Libelle und Biene bekannt ist (Berger 1878 und Jonescu 1908). Doch ist der Gegensatz der Schichten bei weitem nicht so deutlich wie bei jenen Formen.

Die Faserverbindung zwischen mittlerer und äußerer Fasermasse ist unter dem Namen „äußere Kreuzung“ bekannt (*äu Kr*). Sie ist indessen wohl kaum eine Kreuzung im Sinne einer Übereinanderlagerung der Faserbündel (analog der Opticuskreuzung der meisten Fische). Bei Forficula ist es nun ziemlich schwierig festzustellen, ob man sich den Faserverlauf im einzelnen als Durchdringung und Durchflechtung — ähnlich derjenigen der höheren Wirbler — oder aber als eine Art schwach gewundener Schraubenfläche vorstellen muß. Zu welch letzterer Auffassung Jonescu bei der Honigbiene gekommen ist (s. dessen anschauliche Abbildung a. O. Taf. 13, Fig. 34). Diese Schwierigkeit beruht vor allem auf der dichten Aneinanderlagerung von äußerer und mittlerer Fasermasse, so daß der Zwischenraum, in dem sich die Fasern zur äußeren Kreuzung anordnen, bei Forficula äußerst klein ist. v. Alten fand übrigens ähnliche Verhältnisse und da-

her ähnliche Schwierigkeiten bei manchen Hymenopteren. Bei Forficula sprechen zwar manche Horizontalquerschnitte für eine Durchflechtung Fig. 37). Verfolgt man aber Querschnittserien nach rückwärts, so erhält man auf den vorderen Schnitten regelmäßig zunächst ein breites Band, das zwischen den vorderen ventralen Teilen der äußeren und mittleren Fasermasse verläuft; auf den rückwärts folgenden Schnitten wendet sich dann der plötzlich schmal gewordene Strang allmählich nach der dorsalen Fläche der mittleren Fasermasse. Noch weiter rückwärts erscheint ein schwacher Strang, der von der Oberseite der äußeren zur ventralen Fläche der mittleren Fasermasse streicht und so den ersten kräftigen Strang zu kreuzen scheint. Zum Schluß erscheint die Verbindung wieder als breites Band. Diese Bilder würden für die Anordnung der Fasern in einer Schraubenfläche sprechen. Diese äußere Kreuzung erscheint nur auf Querschnitten deutlich. Die Zellen der äußeren und mittleren Sehmasse ähneln in Größe, Dichte und Färbbarkeit den Pilzzellen, während diejenigen der inneren Sehmasse in diesen Stücken den gewöhnlichen Ganglienzellen gleichen.

Die innere Fasermasse (*in Se Ma*) ist die kleinste von den drei Sehmassen. Sie liegt am höchsten und schließt sich den Protozerebralloben unmittelbar an, doch ist sie schon ziemlich selbständig und von jenen leidlich gesondert. Ihre Form ist unregelmäßig. Wenn man sie im großen und groben als Ellipsoid betrachtet, so liegt dessen größte Axe nahezu horizontal und in einer Querebene des Gehirns. Während die mittlere Fasermasse z. T. fast kreisförmige Querschnitte liefert, sind die entsprechenden Schnittbilder der inneren Fasermasse länglich elliptisch, nierenförmig bis dreieckig, nicht selten (auf vorderen Querschnitten) auch füllhornartig. Die Unregelmäßigkeit ihrer Form beruht z. T. darauf, daß sie sich der mittleren Fasermasse stellenweise eng anschmiegt (Fig. 20—25, Taf. X).

Die Faserverbindung der mittleren Fasermasse mit der inneren ist die sog. „mittlere Kreuzung" (*mi Kr*). Sie besteht aus zweierlei Fasern: 1. direkten Bahnen zwischen mittlerer Fasermasse und Protozerebralloben und eventuell anderen Hirnteilen und 2. Verbindungen mit der inneren Fasermasse. Die Fasern der letzteren Art sind verhältnismäßig schwach entwickelt. Sie durchdringen und überkreuzen mehrfach die Bündel der ersten Sorte. Auf etwas schiefen Vertikalschnitten wird diese mittlere Kreuzung tangential getroffen. Man findet dort von vorn nach hinten von der mittleren Fasermasse ausgehend

1. zuvorderst ein Bündel aus ihrem ventralen Teil (und zwar aus der dunkelgefärbten peripheren Schicht) zur inneren Fasermasse (Fig. 20, 21, Taf. X); dahinter

2. ein auffallend kräftiges Bündel zu den Loben und wahrscheinlich weiterhin zur mittleren Fasermasse der Gegenseite, das aus mindestens zwei parallelen Teilsträngen besteht. Es entspringt dorsal aus der mittleren Fasermasse und ist an seinem Ursprung so mächtig, daß die mittlere Fasermasse dort wie in einen Stiel ausgezogen erscheint (Fig. 22, Taf. X); dahinter und dieses Bündel (Nr. 2) durchdringend

3. ein zweites ventrales Bündelchen zur inneren Fasermasse (Fig. 23, Taf. X); sodann

4. die hintere Hälfte des durchdrungenen kräftigen Bündels Nr. 2 (Fig. 23, 24, Taf. X); endlich

5. ein drittes Bündelchen zur inneren Fasermasse (Fig. 25, Taf. X).

Auf Schnitten, die nahezu horizontal geführt, hinten aber etwas ventralwärts geneigt sind, findet man von oben nach unten zunächst ein einfaches Bündel aus der hinteren Fläche der mittleren zur inneren Fasermasse, sodann zahlreiche dünne Fäserchen, die die innere Fasermasse quer durchziehen; endlich ganz ventral ein Bündel, das aus der vorderen proximalen „Ecke“ der mittleren Fasermasse kommt, sich im Bogen nach rückwärts direkt in die Ersthirnlappen wendet und kurz nach dem Eintritt in zwei Äste spaltet. Der eine dringt quer durch den Lobus nach vorne und verliert sich dort, der andere bleibt an der rückwärtigen Lobusoberfläche und ist fast bis zur Medianebene zu verfolgen. Er setzt sich wohl auf der Gegenseite bis zur mittleren Fasermasse fort.

Da die innere Fasermasse bei Forficula noch nicht weit von der Masse der Ersthirnlappen abgerückt ist, so finden sich noch keine scharf gesonderten Bündel von ihr zu den Loben. An Stelle der „inneren Kreuzung“ vermittelt eine breite, etwas dorsalgerichtete Verschmelzung den Zusammenhang (Fig. 22—25, Taf. X).

II. Deuterozerebrum.

Synon.: s. p. 165.
Abbildungen: horiz.: Fig. 2—7, Taf. IX; Fig. 33—38, Taf. XI—XIII, Textfig. 6; quer: Fig. 13, 14, Taf. X; Körperl.: Textfig. 9, 10; sagitt.: Fig. 9, 10, Taf. IX; Textfig. 6.
} *Zw. Hi. Ri La Ne Ri Ma.*

Auf das Protozerebrum, die Region der Pilze und Augen, folgt nach vorne das Deutozerebrum oder Zweithirn (*Zw Hi*),

das dem Antennalsomit entspricht und deshalb die Fühler innerviert, auf dieses das Tritozerebrum (*Dr Hi*), über dessen Zugehörigkeit und Funktion die Ansichten weit auseinander gehen (Fig. 10, Taf. IX, Fig. 36, Taf. XI).

Über das Verhältnis des Tritozerebrum zum Deuterozerebrum muß zunächst folgendes bemerkt werden: Das Deuterozerebrum zerfällt nach Viallanes bei Oedipoda coerulescens, Caloptenus italicus und den Orthopteren, ja wahrscheinlich bei den Insekten überhaupt in zwei wohlgetrennte und durch Lage und Struktur scharf unterschiedene Teile: einen ventralen Lobus olfactorius, der durch eine eigenartige Glomerulenstruktur ausgezeichnet ist und eine dorsale sogenannte „Dorsalmasse", die die gewöhnliche Faserstruktur des übrigen Gehirns aufweist (Textfig. 37). Das Tritozerebrum findet Viallanes bei jenen Heuschrecken und Orthopteren überhaupt als einen deutlich abgegrenzten Bezirk, der nach oben und hinten an das Deuterozerebrum angrenzt und sich ventralwärts unmittelbar in den Schlundring fortsetzt. Dagegegen ist dieser Hirnabschnitt nach demselben Forscher bei Vespa vulgaris, Vespa crabro und sozialen Hymenopteren stark reduziert und seine Abgrenzung völlig unmöglich, so daß man seine Lage nur aus der Austrittsstelle eines Nerven erschließen kann, der nach Viallanes der Tritozerebralnerv ist. Dieselben Verhältnisse hat später Jonescu für Apis mellifica und Pietschker für Camponotus ligniperdus festgestellt. Die höheren Hymenopteren sind daher für das Studium des Tritozerebrums ungünstig. Andererseits eignen sich hiefür die oben genannten Gradflügler; ihr Studium läßt zugleich die ursprüngliche Organisation des Insektengehirns am leichtesten erkennen.

Abgrenzung des Zweithirns. Bei Forficula ist die Abgrenzung des Tritozerebrums schon nicht mehr so deutlich wie bei jenen Saltatorien; dies zeigt der Sagittalschnitt (Fig. 10, Taf. IX *E H* und *Zw H*). Hier ist das Tritozerebrum in seiner größten Ausdehnung getroffen. Da nun — nach den Figuren *B.* Hallers (1905) und *M. J.* Dietls (1876) zu schließen — auch Blattiden und Grylliden ein wohlgesondertes Tritozerebrum haben, so liefert unser Befund einen weiteren Unterschied zwischen Forficuliden und Orthopteren und eine weitere Stütze der Ansicht, daß die Forficuliden als gleichwertige Gruppe den übrigen Orthopteren gegenüber stehen.

Bei Forficula bildet das Deuterozerebrum, zu beiden Seiten des Schlundes nach vorn unten gehend, paarige Anhänge der

Protozerebralloben, denen es mit breiter Basis aufsitzt: Textfig. 9, 11. Schnitte zeigen indes, daß diese breite Berührungsfläche nur äußerlich besteht. Innerlich ist eine scharfe Grenze gegen das Protozerebrum hingezogen. Ein tiefer Spalt senkt sich von oben und außen nach unten und besonders weit nach innen, so daß Proto- und Deuterozerebrum nur innen und unten durch eine Verschmelzung zusammenhängen (*Sp E Zw* Fig. 9, 10, 12; 3—7, Taf. XIII; Fig. 40). Da nun bei Forficula der Riechlappen den dorsolateralen Teil des Zweithirns ausmacht (Fig. 9, Taf. IX), so ist er durchweg durch jenen Spalt vom Protozerebrum getrennt; seine Verbindungsfasern nach dem Protozerebrum müssen alle zuerst ventralwärts herabsteigen, um an ihren Bestimmungsort zu gelangen. Nur der ventrale und mediane Teil des Deuterozerebrums kommt in direkte Berührung mit dem Protozerebrum (Fig. 10, 6, 7, Taf. X). Der erwähnte Spalt ist mit Neurilemm ausgekleidet und von Ganglienzellen erfüllt, die teils dem Proto-, teils dem Deuterozerebrum angehören. Da der Einschnitt naturgemäß in der Mitte am schmalsten ist, so kann man einen dorsalen und einen ventralen Zellhaufen unterscheiden (Fig. 9, Taf. IX). Von außen nach innen beobachtet ist zunächt der ventrale Zellhaufen der größere, sodann verschmälert sich die Spalte rasch, bald berühren sich Erst- und Zweithirn in der Mitte, so daß der dorsale Zellhaufen jetzt von ventralen abgetrennt ist (Fig. IX, Taf. IX). Nun verschwindet der Haufe, so daß der Ventralteil des Zweithirns mit dem Ventralteil des Ersthirns verschmilzt (Fig. 10, Taf. X). Noch weiter medianwärts hört der Riechlappen auf: der dorsale Zellhaufen kann sich jetzt nach vorne ausdehnen; er geht der Vorderfläche des Ersthirns entlang bis zur oberen Fläche des Dritthirns herab (Fig. 11, *Ze do Dr Hi*, Taf. IX). Dieser Zellbelag setzt sich ununterbrochen bis zur Medianebene fort: Er wird immer schwächer und bedeckt in der Mediane das mittlere Ersthirn in einer einzigen Schicht (Textfig. 6), um jenseits von ihr wieder anzuschwellen und spiegelbildlich sich fortzusetzen. (Über den sonstigen Zellbelag des Zweithirns wird unten p. . . .) berichtet. Die Abgrenzung des Zweithirns ist nach hinten gegen das Ersthirn viel deutlicher als nach vorne gegen das Dritthirn. Das ist merkwürdig, da doch die Zusammenziehung von Erst- und Zweithirn viel älter ist als die Anlagerung des Dritthirns, das ursprünglich unterhalb des Schlundes lag. Es erklärt sich wohl z. T. aus dem

Bestreben des Dritthirns, sich rückzubilden. (Weiteres über die Abgrenzung des Zweithirns gegen das Dritthirn s. u. p. . . .)

Die Einteilung des Zweithirns in einen Lobus olfactorius oder Riechlappen (*Ri La*) und eine „dorsale" Fasermasse gilt auch für Forficula. Doch ist die Bezeichnung „Dorsalmasse" hier unzutreffend. Die Ohrwürmer tragen den Kopf bekanntlich nach vorn, seine Längsachse nahezu in der Körperlängsachse, — ganz anders als die Heuschrecken, die die Mundwerkzeuge nach unten richten. Vgl. Fig. 32, Taf. X, Textfig. 1 mit Textfig. 7, 9. Ihr Kopf steht senkrecht auf der Körperachse. Da aber die Lage der Organe im Kopf fast gleich bleibt, so müssen z. B. alle Hirnteile, die bei Oedipoda nach vorne sehen, bei Forficula nach oben gerichtet sein (s. auch oben p. 171!) . . . Es war also zu erwarten, daß diejenigen Bezeichnungen Viallanes, die sich auf die Lage gründen, Schwierigkeiten machen würden. Tatsächlich liegt der bei Oedipoda vorne ventral gelegene Lobus olfactorius bei Forficula dorsal, Viallanes „Dorsalmasse" aber ventral (Fig. 10, Taf. IX.) Ich will daher statt „Dorsalmasse" die Bezeichnung „Nebenriechmasse" (*Ne Ri Ma*) oder „parosmetische[1]) Masse" anwenden. — Die Bezeichnung „Riechlappen" oder „Lobus olfactorius" ist zuweilen für das ganze Zweithirn verwendet worden. Bei den höheren Hymenopteren mag dies hingehen, da hier die „Dorsalmasse" anscheinend schwächer ausgebildet ist. Bei Gradflüglern ist aber das Größenverhältnis umgekehrt: die „Dorsalmasse" übertrifft den Riechlappen weitaus an Rauminhalt. Ich verwende daher die Bezeichnungen im Sinne ihres Schöpfers Viallanes und verstehe unter Riechlappen nur den durch Glomerulenstruktur ausgezeichneten Teil des Zweithirns.

Die allgemeine Lage des Riechlappens (*Ri La*) wurde schon oben beschrieben. Es muß noch erwähnt werden, daß er sich hinten lateral an der Nebenriechmasse ziemlich tief nach unten fortsetzt (Fig. 9, Taf. IX, Fig. 35, Taf. XI). Dies hängt vielleicht damit zusammen, daß der Riechnerv ebenfalls unten außen vom Zweithirn abgeht und bis zum Eintritt in die Antenne schief abwärts verläuft (Fig. 13, Taf. X). — Die Lage der Nebenriechmasse (*Ne Ri Ma*) ergibt sich hieraus von selbst. Sie erfüllt durchaus den ventralen Teil des Zweithirns und dringt nur vorne vor dem Riechlappen nach oben (Fig. 9, Taf. IX).

---

1) Aus παρά = neben und ὀσμή = Geruch (griech.).

Trennung von Riechlappen, Nebenriechmasse und Dritthirn. Dieser nach oben dringende Teil der Dorsalmasse macht einige Schwierigkeiten. Seine Sonderung vom Riechlappen ist besonders lateral auffallend scharf. Hier sind diese beiden Abschnitte des Zweithirns sogar durch eine deutliche, Neurilemm ähnliche Lamelle getrennt. Die Kontur der beiden Fasermassen ist an dieser Stelle dorsal und ventral durch eine Furche unterbrochen, in welche die Ganglienzelleu eindringen. Diese scharfe Trennung, die ganz an diejenige des Zweithirns vom Ersthirn erinnert, scheint mir auffällig, weil sie innerhalb eines und desselben Gehirnsomiten — nämlich des Zweithirns — verläuft. Man ist versucht, jene trennende Lamelle für die Grenze zwischen Zweit- und Dritthirn zu halten, um so mehr als eine solche Trennungslinie nach vorne nicht mehr erscheint. Trotzdem dürfte die fragliche Fasermasse noch deuterozerebral sein. Denn erstens tritt sie nie in enge Beziehuung zu dem Gehirnteil, der zweifellos Dritthirn ist. Andererseits verschmilzt sie unmerklich, also mit breiter Berührungsfläche mit der Nebenriechmasse. Endlich verschwindet jene Trennungslamelle medianwärts bald; ja, unsere Fasermasse verschmilzt jetzt so innig mit dem Riechlappen, daß die Annahme der Grenze zwischen Riechlappen und Nebenriechmasse fast willkürlich wird. Nun sollte doch die Unterscheidung dieser beiden Teile vermöge der verschiedenen Struktur leicht sein. Es scheint aber, als ob medianwärts auch die Nebenriechmasse in ihrem hinteren Teil die charakteristische Struktur des Riechlappens aufweise. Denn auf medialen Schnitten ist die Anordnung der Glomerulen derart, daß man sie eher nach vorn zur Nebenriechmasse als nach hinten zu den Glomerulen des Riechlappens zählen möchte (Fig. 10, Taf. IX, *Ri Lä*). Die Anwesenheit eines weiteren „Riechläppchens“ neben dem großen Olfactorius ist auch deshalb nicht unwahrscheinlich, weil VIALLANES bei Acridiern einen deutlichen „lobe olfactif accessoire“ gefunden hat. Jedenfalls ist aber dieser bei Forficula auricularia L. nicht kugelig und nicht so einheitlich und selbständig wie dort.

Größe. Es scheint bei Insekten allgemein zuzutreffen, daß das Zweithirn dem Ersthirn, das Dritthirn wieder dem vorigen an Größe nachsteht. Auch bei Forficula ist dies so. Immerhin ist hier das Zweithirn sehr voluminös. Daß die Riechlappen wohl entwickelt sind, ist bei Nachttieren, die so eifrig ihre Fühler benützen, zu erwarten. Dagegen muß die starke Entfaltung der Nebenriechmasse, die bekanntlich hier den Riechlappen

an Größe bedeutend übertrifft, wunder nehmen. Besonders beachtenswert ist der Umstand, daß die Größe dieser parosmetischen Masse in den verschiedenen Insektenordnungen so außerordentlich schwankt. Der Grund hierfür dürfte schwer zu sagen sein, solange man nicht über die Funktion dieses Hirnteils unterrichtet ist. Leider machen die meisten Autoren über die Ausbildung der Nebenriechmasse keine Angaben, so daß der Vergleich schwer fällt.

Struktur. Wie schon mehrfach erwähnt, ist der Riechlappen durch eine eigenartige Struktur ausgezeichnet, die anscheinend für den Arthropoden-Riechlappen überhaupt bezeichnend ist. Sie ähnelt sogar stark der Olfactoriusstruktur des Wirbeltiergehirns — ein Fall von merkwürdiger Konvergenz. Die Fasermasse gliedert sich in große Ballen (*Ri Bä*), die aus einem dichten Gewirr feinster Nervenfäserchen bestehen. In den helleren Zwischenräumen zwischen diesen Ballen verlaufen gröbere Nervenbündel, die an die Ballen herantreten, sich verzweigen und sie umspinnen (Taf. XIII). Diese Riechballen haben von den Autoren verschiedene Namen erhalten: „Glomeruli" (Bethe, Carcinus maenas), „Ballen" (Dietl 1876; „Acheta" camp., Gryllotalpe vulg.), „Riechpolster"; „Geruchskörper" (Flögel 1878: Insekten aus vielen Ordnungen). Über die Beziehungen dieser Riechballen zu den Ganglienzellen des Riechlappens und zu den Fasern der sensiblen Fühlernerven haben schon Jonescu, Pietschker und Böttger im Anschluß an die Untersuchungen von Bethe und Kenyon berichtet. Böttger gab ein hypothetisches Schema der Neurone des Riechlappens, welches ich auch für sehr wahrscheinlich halte.

Bei Oedipoda und Caloptenus (Viallanes 1887) sind die dichtfaserigen Glomerulen in Form eines Hohlzylinders angeordet. Die lockeren Verbindungsfasern aus dem Gehirn verlaufen etwa parallel in der Längsachse dieses Zylinders. Der kugelige „lobe olfactif accessoire" zeigt dieselbe Bällchenstruktur, aber ohne eine lockere Mitte (Textfig. 37, *Ri Lä*).

Auch bei Apis mellifica (Jonescu 1908) und Camponotus ligniperdus (Pietschker 1910) besteht eine periphere Schicht von Riechballen und eine zentrale von blasser, „homogener" (?) Fasermasse. Kenyon hat diese Anordnung zu der Bezeichnung „antennal morula" veranlaßt. Bei Apis soll der größere Teil der Riechballen auf der medialen, der oberen und der unteren Seite des Sehlappens liegen (Jonescu), bei Camponotus dagegen die

Verteilung gleichmäßig sein (Pietschker). Ihre Zahl schwankt dort nach der Entwicklungsstufe und dem Geschlecht.

Bei Forficula konnte ich niemals jene ausgesprochene zylindrische Anordnung bemerken. Die Riechballen sind etwa gleichmäßig auf die Oberfläche des Riechlappens verteilt. Ihre Zahl ist so groß, daß nur wenig Raum für den mittleren Teil, die lockere, hellere Fasermasse übrig bleibt. Ich fand diese letztere überhaupt nur selten deutlich ausgebildet. Über die Funktion des Riechbällchens der Nebenriechmasse (lobe accessoire), das bekanntlich bei Forficula viel weniger hervortritt als bei den Acridiern, ist nichts bekannt.

Zellrinde und Faserpforten. Die rückwärtige Zellrinde des Zweithirns (Fig. 9, 10, Taf. IX) habe ich gelegentlich seiner Abgrenzung gegen das Protozerebrum beschrieben (p. 215!). Der rückwärts gelegene Teil dieser Zellen sendet seine Fasern nach hinten ins Ersthirn, der vorn gelegene nach vorne in den Riechlappen. Die Zellen des tiefen Spalts gehören somit dem ersten und dem zweiten Gehirnsomiten an. Sie haben die normale Größe, wie die Zellen des Zweithirns überhaupt. Hier finden sich auch einzelne der merkwürdigen Riesenzellen. Ihre dicken Wände färben sich mit Hämatoxylin etwas rötlich, ihr Zelleib färbt sich dunkler als sonst, so daß die Chromatinkörner, die sonst scharf auf hellem Grund erscheinen, kaum sichtbar werden.

Auf der Außenseite setzt sich der Zellbelag in die Tiefe fort. Dieser letztere Teil gehört ausschließlich dem Zweithirn und zwar dem Riechlappen an. Ich konnte eine mächtige Einströmung beobachten, welche zwischen den tiefsten Riechballen des Riechlappens hindurchgeht, in sein glomerulenfreies Inneres eintritt und sich in jene Bahn fortsetzt, die ins Ersthirn übergeht, und die ich unter dem Namen „Riechbahn" schon oben beschrieben habe (S. 193!).

Die Zellenbekleidung auf der medianen, schlundwärtigen Seite des Riechlappens (Fig. 3, 4, 5, Taf. IX; Taf. XIII *Ze me ZwHi*) hängt kaudal mit den Zellen des tiefen Spalts zusammen. Oben setzt sie sich ganz dünn bis zur vorderen Riechlappenspitze fort, verschwindet aber hier bald. Hinten, im Winkel zwischen mittlerem Ersthirn und Riechlappen liefert sie dreieckige Querschnitte; die Zellen bilden vier fünf bis Lagen übereinander. Sie setzt sich hier in die Tiefe fort und verschwindet in dem Augenblick, wo das Dritthirn auftritt (Taf. XIII). Diese Gruppe sendet ihre Fasern in die Nebenriechmasse, vielleicht auch zu einem geringen

Teil in die Deuterozerebralkommissur und in das Dritthirn (Fig. 13, Taf. X).

Eine weitere Gruppe befindet sich an der Lateralseite des Zweithirn (*Zc la Zw Hi*). Sie sitzt aber viel tiefer als die vorige (Fig. 7, 8, Taf. IX; Fig. 36, Taf. XI). Hinten hängt sie ebenfalls mit den Zellen des Spaltes zusammen und reicht unten nach vorne bis zur Austrittsstelle der dicken Fühlernerven. An der dicksten Stelle liegen vier bis fünf Zellen übereinander. Diese Gruppe verschwindet wenig tiefer als der Fühlernerv. Sie gehört zur Nebenriechmasse, vielleicht auch z. T. noch zu den tiefsten Teilen des Riechballens (Fig. 8, Taf. IX).

Eine rostrale, sehr ansehnliche Zellmasse (*Zc la Dr Hi*) verläuft von oben nach unten in dem Winkel zwischen Dritthirn und Nebenriechmasse (Fig. 6, 7, 8, Taf. IX; Taf. XIII; Fig. 12, Taf. IX). Sie beginnt da, wo die mediale Gruppe aufhört, fast gleichzeitig mit der Nebenriechmasse und reicht tief nach unten. Sie liegt also im allgemeinen höher als die laterale Zellgruppe. Unten bekleidet sie den Teil des Dritthirns, der landläufig schon als Schlundkonnektiv bezeichnet wird. Der Belag ist bis zu sieben Zellen mächtig. Diese Zellmasse gehört z. T. zur Nebenriechmasse und entsendet dahin ihre Faserstränge, zum andern Teil schickt sie mehrere Stränge ins Dritthirn und ist also auch diesem Hirnteil zuzurechnen. Zwei Einströmungen in Zweit- und Dritthirn sind auf Fig. 8 abgebildet.

Wir haben somit vier Zellgruppen, die meist ineinander übergehen: eine hintere im tiefen Spalt, eine außenseitliche tiefere, eine innenseitliche höhere und eine vordere. Die Zellenhülle des Zweithirns ist also beim erwachsenen Tier nicht allseitig, besonders dorsal und ventral ist die Fasermasse nur von Neurilemm bedeckt (Fig. 10, Taf. IX). Es ist bemerkenswert, daß eine Zellgruppe verschiedenen Gehirnsomiten angehört (vgl. Fig. 8, Taf. IX). Man muß wohl annehmen, daß eine solche Gruppe aus mehreren Einzelgrüppchen entstand, die nachträglich verschmolzen. Bei den Acridiern spricht VIALLANES auch von gemeinsamen Teilen der Zellrinde, aber in anderem Sinne. Ein Vergleich mit seinen Sagittalbildern zeigt, daß die Zellmasse bei jenen Heuschrecken wesentlich anders gelagert ist (vgl. auch Textfig. 37). Auch ist es sehr zweifelhaft, ob die Zellgruppen von Forficula denen von Periplaneta (HALLER), Apis (JONESCU) und Camponotus (PIETSCHKER) entsprechen.

Die Verschmelzungen und Faserbrücken zwischen dem Zweithirn und Ersthirn wurden schon oben beschrieben.

Deuterocerebrale Nerven.

Das Zweithirn (Deuterocerebrum) versorgt die Fühler mit mächtigen Nervensträngen. Außer diesen, von allen Beobachtern gefundenen Nerven, nehmen häufig noch sehr feine Nervchen ihren Ursprung in dieser Hirnregion. Über deren Zahl und Zweck lauten die Angaben verschieden. Es ist aber nicht durchaus sicher, ob immer abweichende Verhältnisse vorliegen. bei ihrer Feinheit können diese Fäserchen sehr leicht übersehen oder mit bindegewebigen Strängen und dergleichen verwechselt werden.

Viallanes fand bei den beiden Acridiern einen Fühlernerven mit zwei Wurzeln, einer im Riechlappen, der anderen in der Nebenriechmasse („Dorsalmasse"). In einem feinen „nerf accessoire" aus dem Riechlappen vermutet er einen motorischen Fühlernerven. Außer diesen entspringen ein nerf tégumentaire und die Wurzel des Frontalganglienkonnektivs aus seiner „Dorsalmasse".

Nach Janet, der die früheren Angaben von Kenyon und Hallfr z. T. korrigiert hat, finden sich bei Myrmica und Lasius:

1. ein dicker sensorischer Nerv mit Riechfunktion,
2. ein dicker, sensorischer Nerv, wahrscheinlich mit Gehörfunktion,
3. ein dünner motorischer Merv zum Fühlerbasalglied („Fühlerschaft"),
4. ein dünner motorischer Nerv zu den Fühlergliedern („Fühlergeißel"),
5. ein „nerf chordotonal antennaire", der vom Hörnerv (Nr. 2) abzweigt.

Nach Jonescu findet man bei Apis mellifica:

1., 2. zwei dicke sensorische Fühlernerven,

3., 4. zwei dünne motorische Nerven der Fühlergeißel,

5. einen dünnen motorischen Fühlerschaftnerven. Ein nerf chordotonal fehlt.

Die Befunde Jonescus weichen also von denen Viallanes in verschiedener Hinsicht ab. Jonescu erklärt dies so (a. O. S. 155): „... in der Tat entspricht aber, wenn wir die Bilder von Viallanes vergleichen, die hintere dieser Wurzeln unserem motorischen Antennalnerv (für die Segmente der Antenne), so daß nach seiner Beschreibung für den Lobus olfactorius der Wespen und Orthopteren nur eine Wurzel des Antennalnerven übrig bleibt." Nun wäre es sehr wohl möglich, daß bei Apis und Acridiern so wesentliche Unterschiede bezüglich der Fühlerinnervierung bestehen; nach meinen Feststellungen bei Forficula halte ich es aber

für wahrscheinlicher, daß VIALLANES sich hinsichtlich der Wurzeln getäuscht hat.

Ich fand bei Forficula zwei mächtige Fühlernerven (*Ri Ne*). Beide entspringen aus den Riechballen des Lobus olfactorius, der hintere aus der tieferen Gegend. Sie sind gleich dick und schon beim Austritt aus dem Gehirn individualisiert, verlaufen aber innerhalb des Kopfes nach außen und etwas abwärts eng aneinander geschmiegt, so daß sie allerdings leicht für einen einzigen Nerven gehalten werden können (Fig. 13, Taf. X; Textfig. 6). Erst im Fühlerschaft treten sie weiter auseinander (Textfig. 2, 3). Obwohl ich ihre Endigungen in Fühlersinnesorganen nicht mehr fand, glaube ich, diese beiden Nerven für sensorisch erklären zu dürfen, da beide Wurzeln im sensorischen Riechlappen liegen. Sie wären demnach den beiden sensorischen Fühlernerven von Apis (JONESCU) und Lasius-Myrmica (JANET) homolog zu setzen.

Außer diesen zwei dicken findet man im Fühler noch einen dünnen, selbständigen Nerven, den ich analog den Befunden von JANET für motorisch halte (Textfig. 2, 3 *Gei Ne*). Er entspringt höchst wahrscheinlich in der Nebenriechmasse unter den beiden andern, denen er anfangs dicht angeschmiegt ist. Bald aber, noch im Kopf, löst er sich von ihnen und entsendet einen Zweig nach unten zu den Muskeln des Basalfühlerglieds, der sich noch mehrmals verästelt (*A z Scha*). Diese Muskeln (*Scha Mu*) liegen in der seitlichen Höhlung des chitinösen inneren Kopfgerüsts (*in. Sk.*) (Fig. 13, Taf. X). Der Hauptast des Nerven geht weiter zum Fühler. Er innerviert wohl die Muskeln der Fühlergeißel. Dieser Befund ist interessant, weil er sich mit den Angaben JANETS für die Ameise deckt. Auch hier gibt es einen dünnen Nerven der Segmente, der selbständig den Fühler durchläuft. Bei Apis dagegen verflechten sich nach JONESCU die entsprechenden Fasern sogleich mit den beiden dicken sensiblen Nerven (a. O. Textfig. 13, p. 161). Interessant ist, daß sich dieser motorische Nerv bei Forficula strukturell von den beiden sensorischen unterscheidet. Letztere erscheinen meist kompakt. Ihre dichte Faserung zeigt sich nur durch eine zarte Längsstreifung. Der motorische Nerv dagegen besteht aus wenigen, auffallend großen Fasern. Diese liegen locker und lassen hellere Zwischenräume zwischen sich.

Zu diesem motorischen Nerven der Fühlergeißel mit seinem Ast für den Fühlerschaftmuskel kommt bei Forficula noch ein besonderer motorischer Nerv für das Grundglied des Fühlers. (*Scha Ne*): Der äußerst feine Strang kommt aus der oberen und

vorderen Nebenriechmasse, durchbricht für sich die laterale Zellrinde des Zweithirns und innerviert ebenfalls die Muskeln des Fühlerschaftes in der Tentoriumhöhlung. Er ist nur auf Querschnitten leicht zu verfolgen. Dieser Nerv ist wohl Forficula, Myrmica und Apis gemeinsam („Nerv des Basalgliedes der Antenne", „Fühlerschaftnerv") (Fig. 13, Taf. X *Scha Ne*). Ich vermute, daß auch der nerf accessoire der Acridier (VIALLANES) ihm homolog ist (schwerlich der „tégumentaire").

Es ist ganz erstaunlich, wie groß die Unterschiede auch in diesem Stück sind. Forficula hat wie Myrmica nur einen einzigen spezifischen Basalgliednerven; Apis dagegen deren zwei (mit gemeinsamer Wurzel). Trotzdem werden auch bei Forficula die Muskeln des Basalglieds von zwei Nerven versorgt, nämlich eben von dem besonderen Fühlerschaftnerven, außerdem von einem Ast des motorischen Fühlergeißelnerven. Dieser Ast ist zudem viel stärker entwickelt als jener selbständige Nerv. Die Muskeln des Fühlerschafts sind in zwei Paaren als Adduktoren und Abduktoren angeordnet; das äußere Paar ist vorn oben an der Fühlerbasis inseriert, das mediale Paar unten hinten. Sämtliche vier Muskeln erhalten Zweige des motorischen Astes, während der dünne selbständige Schaftnerv anscheinend nur das innere Muskelpaar versorgt.

Die bisher besprochenen Nerven gehören zweifellos zum Zweithirn, da sie alle die Fühler versorgen. Außer ihnen gibt es noch zwei Nerven, die vielleicht deuterozerebral sind, über deren Zugehörigkeit man aber noch nicht einig ist.

VIALLANES beschreibt einen nerf tégumentaire, der — ziemlich mächtig — die „Dorsalmasse" nach rückwärts verläßt und direkt nach oben geht, „pour gagner les téguments céphaliques". JONESCU glaubte nun diesem Tegumentarnerv seinen Speicheldrüsennerv gleichsetzen zu müssen Ich kann mich dieser Ansicht nicht anschließen; denn die Zeichnung von VIALLANES zeigt deutlich den Ursprung des tégumentaire in der Nebenriechmasse. Der Speicheldrüsennerv von JONESCU entspringt aber aus ventralen Zellen des Unterschlundganglions. Allerdings durchquert er dieses und sogar Teile des Oberschlundganglions, ehe er das Gehirn verläßt. Aber die Verwechslung zweier Nerven aus Ober- und Unterschlundganglion — allenfalls denkbar bei Hymenopteren — ist bei den Gradflüglern mit ihren langen Schlundkonnektiven nicht anzunehmen. Außerdem ist es wohl möglich, daß Apis gar keinen tégumentaire besitzt, da er ja auch Forficula fehlt. (Vgl. auch Eutermes s. p. 254!)

Ein letzter deuterozerebraler Nerv ist der sogenannte paarige Sympathicus *Gf Tr Nc* (Textfig. 5, Fig. 20—25. Taf. X). Er entspricht beim Ersthirn dem unpaarigen Sympathicus, dem sogenanten Nervus recurrens. Es sind zwei sehr feine Stränge. Ihren Ursprung verlegte VIALLANES (Acridier) in die Nebenriechmasse unmittelbar vor die vordere Deuterozerebralkommissur, ebenso JANET bei Myrmica und Lasius. Bei Forficula liegt ihr Ursprung ähnlich wie bei den Acridiern nahe der Medianebene, und zwar sehr hoch, da wo die Nebenriechmasse ins Ersthirn übergeht. VIALLANES konnte über die Zugehörigkeit keine bestimmten Angaben machen. Bei Dixippus fand ich aber den Ursprung weit nach vorne gegen das Dritthirn gerückt, so daß mit großer Wahrscheinlichkeit die Nebenriechmasse als Ausgangspunkt des paarigen Sympathicus erscheint. Der Nerv, der bei Acridiern senkrecht das Gehirn verläßt, wendet sich bei Forficula gleich nach dem Austritt nach hinten und liegt anfangs noch dem Gehirn an. Sein Ursprung ist daher auf Horizontal- und Sagittalschnitten leicht zu übersehen. Sein weiterer Verlauf wird unten bei dem sympathischen Nervensystem besprochen (p. 242).

Ich stelle die bisherigen Ergebnisse über die Fühlernerven in folgender Übersicht zusammen:

Insekt, Beobachter	Sensorische Fühlernerven, Zahl, Wurzel	Motorische Geißelnerven	Motorische Schaftnerven
Acridier nach VIALLANES 1887	1 sensorischer Fühlernerv mit 2 Wurzeln	1 motorischer (?) nerf. accessoire	—
Acridier-VIALLANES. Deutung JONESCUS	1 sensorischer Fühlernerv mit 1 Wurzel (die 2. Wurzel liefert motorische Fasern)	—	—
Apis nach JONESCU 1904	2 sensorische Fühlernerven mit je 1 Wurzel	2 motorische Geißelnerven, mit den sensorischen verschmelzend	2 motorische Schaftnerven, je selbständig
Myrmica, Lasius nach JANET 1899, 1905	wie Apis	1 motorischer Geißelnerv selbständig, kein Ast zum Schaftmuskel	1 motorischer Schaftnerv, selbständig
Forficula	wie Apis	wie Ameise, aber mit Ast für den Schaft	wie Ameise aber dazu noch 1 Ast des Geißelnerven

III. Tritocerebrum.

Synon.: s. p. 52.

Abbildungen: horiz: Fig. 7, Taf. IX; Fig. 36—38, Taf. XII; Textfig. 5, 21; quer: Fig. 13, 14, Taf. X; Textfig. 9, 11 (körperlich); sagitt.: Fig. 10, 11, Taf. IX; Textfig. 6. } *Dri Hi. UKom. Br Dr.*

Das Tritozerebrum oder Dritthirn ist der kleinste von den drei Hirnabschnitten und liegt bei Forficula am weitesten vorne. Es wird an seiner Außenseite von der Nebenriechmasse des Deutozerebrums bedeckt (Fig. 7, 8, Taf. IX; Fig. 36) und ist sozusagen in eine Bucht des Deutozerebrums neben dem Schlundrohr eingelassen. Auf einigen Horizontalschnitten erscheint es sogar wie ein Ausläufer des Protozerebrums nach vorne. Diese Auffassung scheint auf den ersten Blick gewagt. Sie würde aber erklären, daß Janet den Labrofrontalnerv (der bei Forficula aus dem Tritozerebrum kommt), aus dem Protozerebrum herleitete[1]). Ventralwärts hängt das Dritthirn mit den Schlundkonnektiven zusammen; es zieht sich an denselben abwärts und bildet unter dem Schlund die Tritozerebralkommissuren (Dritthirnbrücken) [*UKom* (*Br Dr*)] zwei schmale Querbrücken, welche die beiderseitigen Tritozerebra verbinden (Fig. 13, 28, Taf. X; Textfig. 2). Ich fand zwei solche Brücken, eine stärkere und eine schwächere, während die früheren Autoren nur von einer einzigen Kommissur sprechen. Das Tritozerebrum ist somit der einzige Abschnitt des Oberschlundganglions, der z. T. subösophageal liegt. Diese Ausnahme erklärt sich dadurch, daß ursprünglich das ganze Dritthirn unter dem Schlund lag, wie unten ausführlicher beschrieben ist[2]).

Die Schlundkonnektive sind nicht lediglich eine Fortsetzung des Dritthirns, wie es bei äußerlicher Betrachtung den Anschein hat, sondern die Hauptmasse ihrer Fasern gehört zu dem Ersthirn und Zweithirn.

Die Struktur des Dritthirns ist die gewöhnliche lockere Faserstruktur. Ein kleiner tritozerebraler Lobus mit Riechballenstruktur, wie ihn Viallanes bei den Acridiern fand (Textfig. 37!) scheint Forficula zu fehlen.

---

1) Weiteres über die Abgrenzung des Dritthirns gegen das Zweithirn s. oben p. 214—217.

2) Janet scheint anzunehmen, daß auch Protozerebrum und Deutozerebrum den Schlund umfassen, d. h. subösophageale Teil besitzen, was aber meines Wissens den histologischen Befunden widerspricht! (s. in Pietschker 1910, Textfig. 6, S. 23).

Die Zellrinde dieses Abschnittes ist ebenso wie die Fasermasse nur mäßig entwickelt. Sie beschränkt sich auf die dorsale und die laterale Seite des Dritthirns. Beide Zellgruppen sind vereinigt mit Zellgruppen des Zweithirns, besitzen aber deutliche Faserstränge, die in das Dritthirn gehen (Fig. 8, Taf. IX). Die dorsale Zellgruppe (*Ze do Dr Hi* Fig. 10, 11, Taf. X) geht ohne erkennbare Grenze in den medialen Zellhaufen (*Ze me Zw Hi*) des Zweithirns (Fig. 5, Taf. IX; Fig. 36, Taf. XII) über; die laterale (*Ze la Dr Hi* Fig. 7, 8, Taf. IX; Fig. 36, Taf. XII) erscheint als Fortsetzung der rostralen Gruppe des Deutozerebrums (Fig. 6, 8, Taf. IX, XIII; Textfig. 2). Diese laterale Gruppe breitet sich auch medianwärts auf der Dorsalseite des Tritozerebrums aus (Fig. 10, Taf. IX) und setzt sich entlang den Schlundkonnektiven tief nach unten fort. Wie weit, läßt sich aus dem in Textfig. 23 abgebildeten Schnitt erkennen. Die Zellbekleidung fehlt demnach medianwärts, wo das Dritthirn an den Schlund grenzt und vorne (Fig. 8, Taf. IX), ganz tief auch lateralwärts (Textfig. 2), ebenso an den beiden Kommissuren (Fig. 13, Taf. X).

Die Zellen der tritozerebralen Ganglienrinde unterscheiden sich in Größe, Dichtigkeit und Färbung nicht wesentlich von denen der anderen Hirnabschnitte (abgesehen von den Pilz- und Sehlappenzellen). Die Dicke der Rinde wurde meist schon bei dem deutozerebralen Zellbelag angegeben; sie beträgt bei dem den Schlundbändern anliegenden Teil ziemlich tief noch 3—4 Zellagen, höher oben 6—8.

Besonders differenzierte Verbindungsbahnen vom Dritthirn zu den andern Hirnteilen konnte ich nicht verfolgen; wohl aber steht das Tritozerebrum durch unmittelbare Berührung in Beziehung zum Deutozerebrum (Fig. 10, 7, 8, Taf. IX), wahrscheinlich auch zum Protozerebrum (Fig. 11, 7, Taf. IX). Auf Schnitten wie Fig. 8, Taf. IX scheint sich das Protozerebrum ohne deutliche Grenzen in die Schlundbänder fortzusetzen. So ist es möglich, daß der Labrofrontalnerv, der zum Tritozerebrum gehört, doch dem Ersthirn zugerechnet werden konnte (Janet).

Ich komme nun nochmals auf die Bahnen zurück, welche die beiden Tritozerebra verbinden. Diese Tritozerebralkommissur [*U Kom* (*Br Dr*)], die den oben erwähnten Proto- und Deutozerebralkommissuren entspricht, verläuft merkwürdigerweise ventralwärts um den Darm herum (Fig. 13, Taf. X; Textfig. 2). Dieser sonderbare Verlauf erklärt sich — wie bereits erwähnt — durch die ursprüngliche Lagerung des Tritozerebrums. Die Trito-

zerebralkommissur besitzt eine gewisse theoretische Bedeutung, indem sie zu der Auffassung Anlaß gibt, daß das Tritozerebrum einem besonderen Segment entspricht. Das Dritthirn begleitet die eigentlichen Schlundbänder nach abwärts und hinten bis zum chitinösen Kopfgerüst (*inn SK* Textfig. 2). Bis hierher ist es von jenen durch eine neurilemmartige Grenze deutlich geschieden, doch erscheinen beide äußerlich einheitlich. Nun trennen sie sich: die Schlundbänder gehen nach hinten zum Unterschlundganglion, die Schenkel des Dritthirns gehen medianwärts und vereinigen sich hier.

Diese Verbindungsbrücke bildet also einen zweiten, kleinen „Schlundring“. Obwohl wenig bekannt, ist sie unter diesem Namen oder als „Querkommissur“ schon 1762 von LYONET dargestellt worden. LIÉNARD, der sie neuerdings (1880) wieder untersuchte, hat sehr interessante Unterschiede in ihrer Ausbildung gefunden. Erst VIALLANES hat aber ihr Wesen als Tritozerebralkommissur erkannt; er faßt das Tritozerebrum als ein segmentales Ganglion auf und homologisiert das zugehörige Segment mit demjenigen der zweiten Antenne der Crustaceen.

Vergleichende Betrachtung des Tritocerebrums.

Es ist in der Tat sehr interessant, die Verhältnisse, welche ich bei Forficula gefunden habe, mit denen bei Crustaceen zu vergleichen. Ich gebe in Textfig. 15 ein Bild des Nervensystems von Apus, welches ich einer Arbeit von CUNNINGTON (1902) entnehme. Ich sehe davon ab, daß der erste Antennennerv auf die Schlundkommissuren gerückt ist, da er, wie CUNNINGTON darlegt, doch vom Gehirn entspringt. Wir finden eine lange Schlundkommissur und an deren unteren Ende ein Ganglion mit zwei Querbrücken; von diesem entspringt der Nerv der zweiten Antenne Aus demselben Ganglion geht ein „Oberlippennerv“ hervor, der den Schlund umgreift; ich homologisiere diesen Oberlippennerv mit dem Labrofrontalnerven der Insekten und die doppelte Querkommissur des Ganglions mit der von mir bei Forficula gefundenen doppelten Querbrücke. Daraus ergibt sich der Schluß, daß das Tritozerebrum ein segmentales Ganglion ist und dem Ganglion der zweiten Antenne der Crustaceen entspricht, wie VIALLANES richtig vermutet.

Demnach bestehen auffallend nahe Beziehungen zwischen den betreffenden Verhältnissen bei Crustaceen und denjenigen

der niederen Insekten, was bei phylogenetischen Schlüssen über den Ursprung der Insekten einen wertvollen Anhaltspunkt bietet.

Wir müssen nun noch darauf achten, welche Lageveränderungen das Tritozerebrum und seine Kommissur erfahren hat.

Man kann sich leicht vorstellen, daß das Dritthirn ursprünglich an dem Schlundkonnektiv hinter dem Schlund lag, wo wir das Ganglion bei Crustaceen finden (Fig. 28 *A*, Taf. X; Textfigur 14, 15) und daß es nach oben gewandert ist und dem Gehirn sich angeschlossen hat, wobei aber natürlich die zugehörige Querkommissur unter dem Schlund geblieben ist [1]). Infolgedessen muß der Faserstrang, welcher zur Kommissur geht, eine Strecke weit an dem Schlundkonnektiv entlang laufen, um dann unter dem Darm hindurch zur anderen Seite zu gehen. In diesem Fall scheint die Querkommissur äußerlich nicht die beiden Tritozerebra, sondern die Schlundkonnektive zu verbinden. Einen solchen Verlauf sahen wir bei Forficula; er soll nach den Angaben von LIÉNARD auch bei Blattiden (Periplaneta), Grylliden, Coleopteren (Necrophorus, Blaps) und Lepidopteren-Raupen (Pieris) vorkommen. Vgl. die Fig. 28 *B*, Taf. X.

Die nächste Abänderung besteht darin, daß die Kommissur von den Schlundkonnektiven sich trennt und selbständig den Schlund umgreift. Diese Verhältnisse findet man nach LIÉNARD bei Blattiden (Panesthia [?]), Gressorien (Mantis), Saltatorien (Locusta, Oedipoda, Caloptenus [2])), sehr vielen Coleopteren (Larven und Imagines), Hymenopterenlarven (Tenthredo) und Lepidopteren-Raupen (Cossus, Gastropacha, Sericaria, Liparis). Vgl. Fig. 28 *E*, Taf. X; Textfig. 16, 10, 29.

Der sozusagen entgegengesetzte Fall besteht darin, daß die Kommissur des Dritthirns nahe an das Unterschlundganglion zu liegen kommt. Dieser Fall tritt ein, wenn das Unterschlund-

---

1) Das Dritthirn der Blattiden und Hemipteren scheint nach den Abbildungen von HOFER und HALLER (von HOFER ziemlich abweichende Figur!) und BRETSCHNEIDER: Textfig. 17 und BUGNION Textfig. 20/21 von dem aller übrigen Insekten nach Form und Lage abzuweichen. Anscheinend haben diese Tiere hierin ursprünglichere (den Krebstieren näherstehende) Verhältnisse bewahrt.

2) Caloptenus und Ödipoda (nach PACKARD, Textfig. 10) und die Phasmide Dixippus morosus scheinen zwischen dem Typus von Forficula und dem der Cossus-Raupe zu vermitteln, denn die Querbrücke zieht noch den Konnektionen entlang, ist aber bereits selbständig und ihr Ursprung am Gehirn auch äußerlich zu erkennen (Textfig. 13).

ganglion näher an das Oberschlundganglion herantritt. Dieser Fall ist nach LIÉNARD vorhanden bei Odonaten (Libellula, Aeschna, Agrion) und bei Trichopteren (Phryganiden). Fig. 28 *C*, Taf. X.

Bei manchen Insekten ist das Unterschlundganglion sozusagen mit dem Oberschlundganglion verschmolzen, wobei die Tritozerebralkommissur ganz in das Unterschlundganglion aufgenommen wird. Dieser Fall tritt besonders bei Insekten mit saugenden und leckenden Mundwerkzeugen auf, welche einen engen Schlund haben. Hierher gehören nach LIÉNARD die Rhynchoten (Cicada, Pentatoma, Notonecta, Naucoris, nach E. BUGNIONS Fig. 8 (1908) auch Fulgora maculata), die Imagines von Lepidopteren und Dipteren, die Hymenopteren [Imagines und von einigen auch die Larven (Vespa)] (Fig. 28 *D*, Taf. X; Textfig. 7, 20—24).

Die zuletzt besprochenen Abänderungen, besonders die Annäherung des Unterschlundganglions an das Oberschlundganglion scheinen in stammesgeschichtlicher Hinsicht keine große Bedeutung zu haben, denn wir finden bei Schmetterlingsraupen verschiedene der oben angeführten Typen; dasselbe gilt für die Käfer. Die Ursachen dieser Abänderungen dürften nicht immer leicht festzustellen sein.

Tritozerebrale Nerven.

Nach der vorstehenden Darstellung gehört zum Dritthirn der Labralnerv (Labrofrontalnerv), der zur Oberlippe und zu dem Frontalganglion geht. Diese Ansicht ist schon von VIALLANES ausgesprochen worden (für Oedipoda, Caloptenus, Vespa crabro und communis). JANET ist allerdings „auf Grund morphologischer und ontologischer Studien“ der Meinung, daß Labrum und Stomenteron präantennale Bildungen sind, also dem 1. Kopfsomit angehören; er muß infolgedessen die Hypothese aufstellen, daß die Wurzeln der zugehörigen Nerven, also des Labral- und Frontalganglionnerven im Ersthirn liegen. Diese würden dann ihre Fasern durch Zweit- und Dritthirn hindurchsenden. JANET hat darüber keine histologische Untersuchung angestellt, und meine Untersuchungen an Forficula geben für diese Meinung keinen Anhalt. Der Vergleich mit Crustaceen spricht aber gegen JANETS Annahme.

Der Labralnerv verläßt bei Forficula das Tritozerebrum unmittelbar neben dem Konnektiv zum Frontalganglion, aber bereits selbständig, während er häufig mit dem Konnektiv eine gemeinsame Wurzel besitzt. In diesem Fall kommt er als Labrofrontal-

nerv aus dem Gehirn und gibt bald nach dem Austritt einen Labralastab (Apis–Jonescu, Oedipoda–Viallanes). Labralganglien, wie sie Hoffmann (1908) für Tomocerus beschrieb (Textfig. 19 *Ob Li Ga*) und ich sie bei der indischen Stabheuschrecke fand, scheinen Forficula zu fehlen.

Statt des Labrofrontalnerven sieht Janet den Nerv des Musculus dilatator inferior pharyngis, des „unteren Schlundöffners" als Tritozerebralnerven an. (Vgl. Pietschker 1911 a. O., Textfig. 7.) Dieser ist unpaar, entspringt aber mit paariger Wurzel unten in der vorderen Ösophagusöffnung des Gehirns. Janet fand ihn nur bei Lasius niger ♀, während er ihm bei Myrmica „wegen seiner Kleinheit (?) entgangen ist". Auch Jonescu und Pietschker fanden einen entsprechenden Nerven bei Apis und Camponotus [1]). Jonescu beschreibt seinen Ursprung in „eigentümlichen Anschwellungen zu beiden Seiten und etwas nach oben von den Labralganglien".

Ich suchte nun auch bei Forficula nach einem entsprechenden Nerven des „unteren Schlundöffners" und glaube, diesen in einem feinen unpaaren Fädchen gefunden zu haben, das den medianen Schlundmuskel zwischen den Schlundkonnektiven innerviert. Das sehr dünne Nervchen ist also auch sehr kurz. Zudem liegt ihm jener Muskel meistens dicht an. Es gelingt daher nur selten, bei glücklicher Schnittrichtung, diesen Nerven zur Anschauung zu bringen. Er entspringt median aus der oben erwähnten dünnen Querbrücke, die parallel mit der dicken Tritozerebralkommissur die Dritthirnhälften verbindet. Vielleicht entspricht diese Querbrücke den paarigen Wurzeln, die der Nerv bei Lasius, Camponotus und Apis aufweist. (Dadurch wäre aber die Homologisierung mit der doppelten Crustaceenkommissur hinfällig.)

Kennyon läßt sogar den Speicheldrüsennerven bei Apis an den Seiten des Dritthirns entspringen. Jonescu hat aber nachgewiesen, daß dies unrichtig ist, da die Zellgruppe des Speicheldrüsennerven auf der Ventralseite des Unterschlundganglions liegt.

Haller endlich betrachtet den „inneren motorischen Antennennerven" als Tritozerebralnerv, eine Ansicht, die kaum verständlich ist, da ja hiernach die Antenne zwei Somiten angehören müßte, einem antennalen und einem tritozerebralen, postantennalen!

1) Vgl. auch Cossus p. 232.

Die kümmerliche Entwicklung des Dritthirns erklärt sich dadurch, daß es einem Kopfabschnitt entspricht, der — bei Crustaceen wohl entwickelt — bei den Insekten rudimentär geworden oder gänzlich geschwunden ist. Dort versorgt es nämlich die zweiten oder äußeren Fühler, deren Homologon den Myriapoden und Insekten fehlt. Außerdem liefert es den motorischen Nerv der Augenstiele[1]), ferner den „Tegumentarnerv" und — aus besonderen Anschwellungen, den „Schlundganglien" — den Labrofrontalnerven, sowie die „Längs"- und die „Querkommissur", d. h. die Schlundkonnektive und die „Dritthirnkommissur".

Da nun der Augenstielnerv und der Nerv des zweiten Fühlers samt seinem Lobus bei den Insekten geschwunden und das „Ösophagusganglion" nunmehr ins Gehirn einbezogen ist, so entspricht das Dritthirn der Insekten nur dem Schlundganglion der Krebse. Dieses ist aber nach Janet protozerebral, so würde also nach Janet von den „tritozerebralen" Bildungen der Dekapoden für Forficula und Insekten überhaupt nichts übrig bleiben. Das Insektentritozerebrum wäre eventuell eine Neubildung. Oder müßte man die Querbrücke und den Janetschen „Tritozerebralnerv" auch als protozerebral annehmen. Das Homologon des Janetschen Tritozerebralnerven scheint für die Dekapoden nicht bekannt zu sein.

Viallanes beschreibt bei Crustaceen auch einen „Tegumentarnerven" des Dritthirns. Merkwürdigerweise kommt bei Gryllus und Acridiern ein Tegumentarnerv aus der „Dorsalmasse" (Nebenriechmasse), also aus dem Zweithirn (Viallanes 1887 und 1893)[2]). Haller homologisiert bekanntlich den Tegumentarnerv der Thorakostraken mit dem Nerven des Thömesvaryschen „Kopforgans" der Myriapoden und mit dem des „weißen Flecks" („Schläfengrube") der Küchenschabe. Bei Forficula konnte ich, wie erwähnt, keine Tegumentarnerven finden.

Schließlich will ich noch zwei kleine Nervenfäserchen erwähnen, die ganz tief von den Schlundkonnektiven oder von den höchsten Teilen des Unterschlundganglions entspringen und zum Schlund bzw. Hypopharynx gehen. Sie sind wahrscheinlich sensorisch. Ich kann nicht entscheiden, ob diese Nerven als trito-

---

1) Also merkwürdigerweise Bildungen des Primärkopfes (was vielleicht zugunsten Janets Annahme spricht).

2) Der Acridier-„Tegumentarnerv" hat daher mit dem Tegumentarnerv der Krebse nichts zu schaffen, und die Benennungen sind ungenügend und irreführend.

zerebral anzusehen sind oder schon dem Bauchhirn angehören. In dieser Hinsicht wäre wohl eine Untersuchung der Raupe des Weidenbohrers (Cossus ligniperda Fabr.) von Wert, bei der anscheinend (Lyonnet 1762) der Nerv aus der Querbrücke des Dritthirns kräftiger entwickelt ist.

B. Die Schlundkonnektive und das Unterschlundganglion.

Synon.: s. p. 165.

Abbildungen: horiz.: Textfig. 2, 3, 27; sagitt.: Textfig. 6, 28; körperl. 9, 11. } *Schl Kon. U Ga.*

Die Schlundkonnektive der Insekten sind bekanntlich die Längsverbindung zwischen Ober- und Unterschlundganglion. Sie umfassen den Schlund und bilden mit jenen Ganglien den „Schlundring". Die vielfach gebrauchten Ausdrücke „Schlundkommissuren" oder gar „Längskommissuren" sind zu verwerfen, da hierdurch die Unterscheidung der Längs- und Querbrücken erschwert und verwischt wird. Milne Edwards und Yung, die die Namen geschaffen haben, bezeichneten als „Kommissuren" die queren Faserbrücken, als „Konnektive" die Verbindungen in der Längsachse des Körpers. Häufig enthalten die Schlundkonnektive (im weiteren Sinne) die Unterschlundkommissur des Dritthirns, die sich in anderen Fällen (s. oben beim Dritthirn p. 228) von den eigentlichen Konnektiven loslösen und zum selbständigen „kleinen Schlundring" (annulus oesophageus) werden kann.

Länge, dicke, Querschnitt. Die Schlundkonnektive der Insekten zeigen bekanntlich große Unterschiede der Länge und Form, wie schon in dem Abschnitt über „die Lage des Gehirns" (p. 173) gezeigt wurde. Während sie z. B. bei Heuschrecken sehr lang und dünn sind (Textfig. 10, 13, Fig. 28 *E*, Taf. X), werden sie bei Wasserjungfern (Fig 28 *C*, Taf. X) nahezu und bei den meist saugenden und leckenden Insekten (Fig. 28 *D*, Taf. X, Textfig. 7, 20—24) ganz in das Gehirn einbezogen. Bei Forficula haben die Schlundkonnektive mittlere Länge (Textfig. 6, 11; Fig. 28 *B*, Taf. X). Dem entspricht eine größere Dicke gegenüber den Heuschrecken. Ihr Querschnitt, der bei der indischen Stabheuschrecke als kleines Kreischen erscheint, ist bei Forficula viel größer, länglich oval und wird manchmal — in einer bestimmten Höhe — strichartig dünn.

Der Verlauf vom Ober- zum Unterschlundganglion, der mehr oder weniger gerade (Dixippus, Textfig. 13), gekrümmt (Forficula, Textfig. 11), geknickt (Caloptenus nach PACKARD, Textfig. 12); senkrecht (Dixippus) oder schlief (Caloptenus) sein kann, geht am besten aus dem Vergleich der Figuren hervor.

Sonderbar erscheint es mir, daß die Einmündung der Konnektive in das Unterschlundganglion nicht bei allen Insekten an derselben Stelle liegt. Sie befindet sich bei Forficula und anscheinend in den meisten Fällen (Caloptenus nach PACKARD, bei Dixippus tiefer) vorne oben; manchmal aber ziemlich weit hinten, hinter dem Mandibelganglion (Eutermes, Textfig. 31).

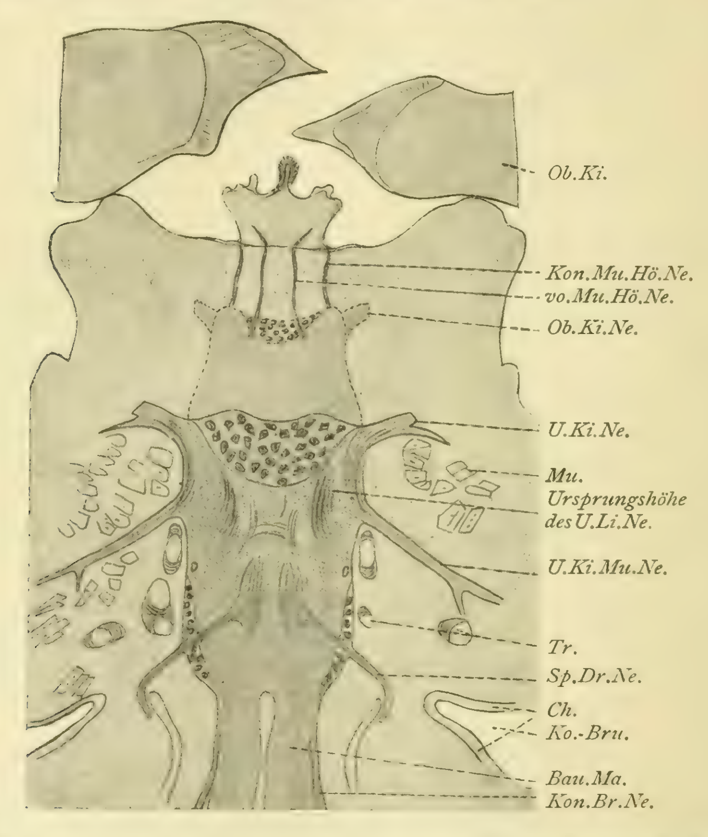
Beziehungen. Im Abschnitt über das Dritthirn wurde schon erwähnt (p. 225 und 228), daß die Schlundkonnektive nur äußerlich als einfache Fortsetzung des Dritthirns erscheinen, tatsächlich aber Fasern aus allen drei Gehirnabschnitten enthalten. Ebendort wurde auch gezeigt, daß den anscheinend einheitlichen Konnektiven — vielleicht unter demselben Neurilemm — eine tritozerebrale Unterschlundkommissur angelagert ist, die bei anderen Insekten ganz von den Konnektiven getrennt ist (p. 228). Die bei Forficula bestehende doppelte Querbrücke zwischen den beiden Konnektiven, welche an die Phyllopoden erinnert, ist also keine tatsächliche Verbindung derselben, sondern eine Verbindung der Dritthirnhälften.

Aus dem oben Gesagten, sowie aus Fig. 28, Taf. X ergibt sich ohne weiteres, daß die Schlundkonnektive (im weiteren Sinne) von Forficula — und wohl aller Insekten — denen der Phyllopoden — und wahrscheinlich der Krebstiere überhaupt — nicht homolog sind. Bei den Crustaceen liegen die Schlundkonnektive zwischen Zweithirn und Dritthirn, bei den Insekten zwischen Dritthirn und Mandibelganglion. Vielleicht sind die Phyllopodenkonnektive als Teil des Zweithirns anzusehen, da die Antennennerven häufig an ihrem Grund entspringen (z. B. Apus, Textfig. 15).

Die Struktur der Konnektive ist bei Forficula grob- und lockerfaserig. Sie färben sich an Formolpräparaten mit Hämatoxylin und Säurefuchsin nur ganz wenig und licht. Aus Sagittal- und besonders aus Querschnitten erkennt man, daß die lichten Konnektive nur zum kleinsten Teil in die dunkler gefärbte Fasermasse des Unterschlundganglions eindringen, zum größeren Teil eine direkte Verbindung nach den Bauchganglien darstellen (Fig. 24, Taf. X). Im Innern der hellen, porösen Konnektivquerschnitte befinden sich

mehrere (2—3) dunklere und dichtere Zentren, wohl Querschnitte von besonderen Faserbündeln, die sich — streng paarig — lange weiterverfolgen lassen[1]).

Bei Forficula entspringt auch ein Paar sehr feiner Nerven aus den Konnektiven; von ihnen wird gelegentlich der Nerven des Unterschlundganglions die Rede sein (p. 239).

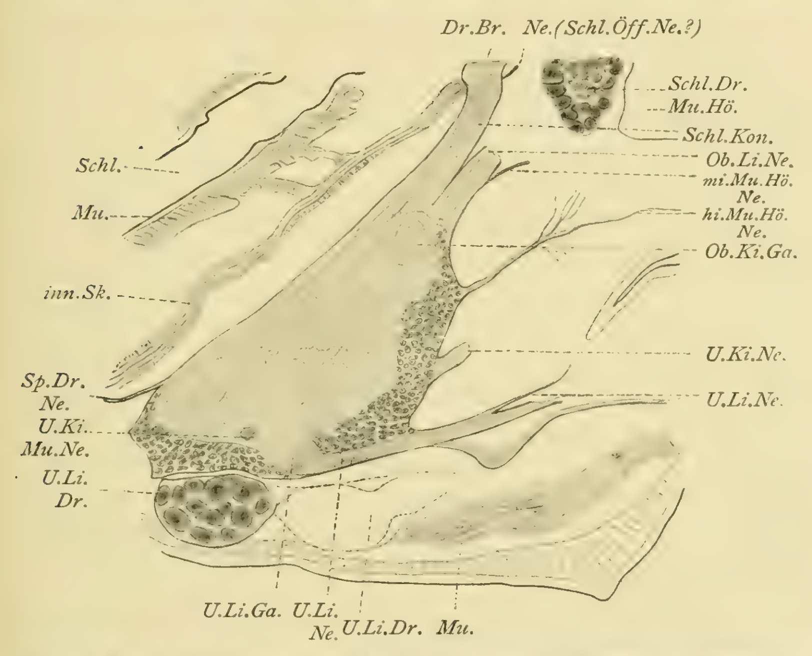


Textfig. 27. Forficula auricularia ♂ Imago; **Unterschlundganglion**; Horizontalschnitt (Kombination); Schlundkonnektive eintretend; Oberkiefernerv; Nervchen aus den Schlundkonnektiven zur hinteren Mundwand und Hypopharynx; dasselbe aus dem Unterschlundganglion; Unterkiefernerv mit Ast; Nerv zur Muskulatur des Unterkiefers; Nerv zur Hinterkopfdrüse; Bauchkonnektive; Nerv aus diesem; Oberkiefer. Vergr. 1 : 88.

Die den Konnektiven nur in ihrem obersten Teil angelagerten Zellen sind wohl dem Drıtthirn zuzuzählen (Fig. 13, Taf. X; Textfig. 2 *Ze la Dr Hı*).

1) Über die Struktur der Schlundkonnektive anderer Insekten — besonders über entsprechende Faserzentren in ihnen — finde ich keine Angabe in der Literatur.

Das Unterschlundganglion (*U Ga*) wurde — und wird z. T. noch heute — nicht als Bestandteil des Insektengehirns anerkannt (als „Bauchhirn", „Ventrocerebrum" [KENYON], „kleines Gehirn" oder „Cerebellum" [BURMEISTER]), da es in seinem Bau sehr an den Typus der gewöhnlichen Bauchganglien erinnert und stammesgeschichtlich sicher von solchen abzuleiten ist; und da es auch manchmal nicht mehr im Kopf, sondern fern vom Oberschlundganglion im ersten Brustring liegt und zuweilen sogar mit



Textfig. 28. Forficula auricularia ♂ Imago; — **Unterschlundganglion**; Sagittalschnitt (Kombination); Schlundkonnektiv; Unterschlundkommissur quer; daraus Nervchen zur hinteren Mundwand; Oberkiefernerv mit Ast zur Mundwand; Nervchen zur Mundwand; Unterkiefernerv; Unterlippennerv mit Ästen; Nerv zur Unterkiefermuskulatur (quer); Nerv zur Hinterkopfdrüse; Mundhöhle; Schlund; inneres Chitinskelett; Unterlippendrüse (ganze Länge umrissen); Schlunddrüse. Vergr. 1 : 160.

den Brustganglien verschmilzt. Andererseits unterscheidet sich das Unterschlundganglion funktionell von den Bauchganglien (s. die physiologischen Versuche von FAIVRE 1857, auch in BERLESE, PACKARD und in KOLBE 1893, p. 423), und kann auch mit dem „Rückenhirn" („Dorsocerebrum" [KENYON]; „großes Gehirn" [BURMEISTER]; „Scheitelhirn", „Acrocerebrum" [HAECKEL]) zu einer einzigen Masse verschmelzen. Ferner ist selbst das Oberschlundganglion in bezug auf seine Lage bedeutenden Veränderungen

unterworfen, da es — abgesehen von dem oben Angeführten (p. 171) — ebenfalls in der Brust (Metathorax!) liegen kann (z. B. bei den kopflosen Larven und Tönnchenpuppen der Musciden).

Die Größe und Form des Unterschlundganglions ersieht man leicht aus den Längs-, Quer- und Horizontalschnitten (Fig. 24, Taf. X, Textfig. 6, 27, 28). Es ist langgestreckt walzig, unten stark gewölbt, oben abgeplattet, hinten etwas spitz ausgezogen.

Teile, Struktur. Das Unterschlundganglion besteht bekanntlich aus mindestens drei Ganglien, welche die Segmente der Mundwerkzeuge versorgen, dem Mandibel-, Maxillar- und Labialganglion. Sie sind bei Forficula wie bei allen Insekten medial und in der Längsrichtung innig verschmolzen. Doch sind die einzelnen Fasermassen noch durch tiefe Kerben getrennt, die mit Ganglienzellen erfüllt sind (Textfig. 6). Im Innern findet man die drei Kommissuren, welche früher selbständig waren, wie dies die Crustaceen zeigen (z. B. Apus, Textfig. 15). Die Struktur des Unterschlundganglions ist noch ziemlich unbekannt und müßte wohl aus dem Bau der typischen Bauchganglien erklärt werden.

Die Zellrinde ist besonders mächtig auf der Unterseite, oben dagegen spärlich; hier trennt sie die Schlundkonnektive, die der eigentlichen Ganglienmasse aufgelagert sind (Fig. 24, Taf. X).

Die Nerven des Unterschlundganglions. Die Zahl der Nerven des Unterschlundganglions scheint in den verschiedenen Insektenordnungen beträchtlich zu schwanken — wenn man nicht annehmen will, daß manche wegen ihrer großen Feinheit bei einzelnen Insekten übersehen wurden.

Bei der Biene finden Binet und Jonescu fünf Nervenpaare: die Mandibel-, Maxillen- und Labialnerven, gemischte Nerven mit doppelten Wurzeln; den motorischen (nach Kenyon und Jonescu), „Speicheldrüsennerv" und einen Nerven mit unbekannter Bestimmung (vermutlich dem „nerf de la glande labiale" von Janet homolog).

Die Ameise (Myrmica rubra ☿, Lasius niger ♀ — Janet; Camponotus ligniperduns ♂, ♀, ☿ — Pietschker) besitzt ebenfalls die hier vielfach verästelten Nerven der drei Paar Mundwerkzeuge, die „Speicheldrüsennerven", außerdem ein Paar „sympathische Labialnerven" parallel dem Bauchmark und einen „akzessorischen Nerv", „ungefähr in der Mitte zwischen Labialnerv und Bauchmark", der auch zur Unterlippe geht. — Vom Silberfischchen (Lepisma) kennen wir durch Böttger nur die drei Nerven der Mundwerkzeuge. — Hoffmann fand bei Tomocerus plumbeus,

einem Collembolen, außer diesen Nerven merkwürdige Nervenschlingen und ein kleines Ganglienknötchen etwas oberhalb des Unterschlundganglions, dazu zwei Nerven zum Tentorium (s. Textfig. 19).

Eine größere Zahl von Nerven wurde bei verschiedenen Orthopteren gefunden (Vfrhöff 1903, Börner u. a.). Bei einer Mantodee (Polypsilota striata) zeichnet Verhöff außer den Nerven der Mundwerkzeuge — jedes Paar Mundwerkzeuge hat hier zwei Paar Nerven, ein besonderes hinteres, etwas schwächeres Paar zu den Tastern — noch vier weitere Nervenpaare: das 1. mäßig starke und das 2. sehr feine Paar mit unbekannter Bestimmung, ein 3. mäßiges Paar zu den Speicheldrüsen und ein 4. sehr kräftiges Paar entlang den Konnektiven zur Muskulatur des Verhöffschen „Mikrothorax“ (nach Börner [Zoolog. Anzeiger 1903, p. 305] aber durchs Hinterhauptsloch zu den Speicheldrüsen im Thorax, die dem zweiten Maxillensegment angehören). Ebenso ist es bei einer Blattodee (Monachoda), nur ist hier an Stelle des kümmerlichen 2. Paares ein Bündel feinster Nervenfäserchen vorhanden; das 4. Paar ist anfangs mit dem Bauchmark verwachsen und spaltet sich erst später ab. Verhöffs Homologisierung dieser Nerven mit den Kieferfußnerven der Chilopoden und seine Ableitung eines 4. Thoraxsegmentes der Insekten ist bekanntlich auf scharfen Widerspruch gestoßen (Silvestri, Zoolog. Anzeiger 1902, Nr. 680; Börner 1903, Nr. 695—96).

Holste (Zeitschr. f. wiss. Zool. 1910) beschreibt für Dytiscus marginalis L. außer den Mundwerkzeugnerven zwei „Jugularnerven“, von denen der erste den „oberen Kopfdrehmuskel“ im Prothorax, ein feiner Ast von ihm einen unbekannten Kopfteil innerviert, während der zweite kräftigere mehrere Kopfbeweger versorgt und den Konnektivnerven der Brustganglien entspricht.

Bei Forficula fand ich außer den drei Paar Nerven der Mundwerkzeuge noch eine ganze Anzahl anderer Nerven. Ich lasse es dahingestellt, ob diese den Verhöffschen Nerven homolog gesetzt werden können und müssen. Die kräftigen Mandibelnerven *Ob Ki Ne* von Forficula entspringen unmittelbar unter der Einmündung der Schlundkonnektive (Textfig. 6, 27, 28), begleiten diese einige Zeit, gehen dann seitwärts und bilden einen Knoten [1]), von dem ein Ast nach hinten zum Mandibelmuskel und

1) Der aber — anders als der entsprechende bei Dixippus — keine Ganglienzellen besitzt.

zwei weitere Äste nach vorn in die Mandibel selbst ausgehen. Von letzteren liegt der eine an der Unterseite, der andere schwächere an der Oberseite der Mandibel. Vom Mandibelnerv zweigt sich gleich nach seinem Austritt aus dem Unterschlundganglion ein feiner Ast ab, der nicht ansteigt, wie der Mandibelnerv, sondern fast wagrecht nach vorn zur Schlundwand geht. Dieses Zweigchen wird bei Forficula sehr leicht übersehen; es ist aber bei Dixippus kräftiger und viel länger entwickelt (Textfigur 28 *mi Mu Hö Ne* „mittlerer Mundhöhlennerv").

Die Nerven der 1. Maxillen (Textfig. 6, 27, 28 *U Ki Ne*) entspringen in mittlerer Länge und Tiefe des Unterschlundganglions. Sie kommen aus einem mächtigen Ganglion, sind außerordentlich dick und teilen sich bald in zwei Äste.

Die Nerven der 2. Maxillen (Labialnerven) (Textfig. 6, 28 *U Li Ne*) sind ebenfalls sehr kräftig und treten aus dem tiefsten Punkt ziemlich weit hinten aus dem Unterschlundganglion aus. Sie ziehen fast sagittal nach vorn und geben sehr früh einen dünnen Zweig ab. Sie werden je von einem dünnen Nerven begleitet, denn ich nicht weiter verfolgen konnte und der vielleicht dem Tasternerv Verhöffs entspricht.

Ein 4. Nervenpaar (Textfig. 27 *U Ki Mu Ne*), nur wenig schwächer als die vorigen, verläßt das Ganglion auf gleicher Höhe wie die Unterkiefernerven, zieht scharf nach hinten und außen und geht zur Muskulatur der Unterkiefer („Unterkiefermuskelnerv").

Ein 5. Nervenpaar (Textfig. 27, 28 *Sp dr Ne*), das wieder schwächer als das vorige, aber immerhin sehr auffällig ist, entspringt zu hinterst und hoch oben (auf Horizontalschnitten erscheint es nach dem Mandibelnerv) und geht nach rückwärts. Es verläßt den Kopf und zieht im Nacken nach oben. Ich konnte es bis zur Hinterhauptdrüse (s. Kopfdrüsen p. 164) verfolgen. Dieser Nerv ist also mit größter Wahrscheinlichkeit das Homologon der oft gefundenen Speicheldrüsennerven. Allerdings ist auffällig, daß diese Hinterhauptsdrüse, die hiernach der großen Speicheldrüse von Forficula gigantea homolog wäre, nicht an den Mundwerkzeugen sitzt, wo sie jedenfalls bei Forficula gigantea mündet. Heymons hat aber bei der Embryonalanlage seiner Hinterkopfdrüse einen Gang beobachtet, der auf der Platte hinter dem Submentum mündet.

Ein 6. Nervenpaar (Textfig. 27 *Kon Br Ne* „Konnektivbrustnerv" oder Brustkonnektivnerv) verläßt sehr weit rück-

wärts, schon im Thorax, die beiden Stränge des Bauchmarks. Nach der Richtung seiner Fasern ist es aber nicht dem 1. Brustganglion, sondern noch dem Unterschlundganglion zuzurechnen. Es entspricht zweifellos denjenigen Nerven, die bei Monachoda (Blattoden) und Polypsilota (Mantoden) anfangs ebenso mit dem Bauchmark verwachsen sind und dann (nach VERHÖFF) die Muskulatur des „Mikrothorax" innervieren. Ich lasse ihre Funktion dahingestellt, halte aber die Ansicht BÖRNERS (Zool. Anz. 1903) für unwahrscheinlich, der sie für die Speicheldrüsennerven erklärt, da ja das vorhergehende Paar diese Drüsen versorgt.

Ein weiteres Paar von sehr feinen Nerven tritt weiter vorn, zwischen dem Ober- und Unterkiefernerv aus dem Unterschlundganglion, zieht nach vorn und verteilt sich vielfach an bürstenartigen Chitingebilden an der hinteren und unteren Wand der Mundhöhle (Textfig. 28 *hiMuHöNe* „hinterer Mundhöhlennerv").

Ein 8. Paar von ebenfalls äußerst feinen Nerven entspringt ganz vorn, zwischen den eintretenden Schlundkonnektiven. Es durchbricht den dortigen dicken Zellbelag und erreicht bald seinen Bestimmungsort, die Schlundwand und den Hypopharynx (Textfigur 27 *vo Mu Hö Ne* „vorderer Mundhöhlennerv").

Endlich erwähne ich hier ein 9. Paar winzig feiner Nerven, die etwas höher als die vorigen, aus den Schlundkonnektiven kommen und nach kurzem Verlauf im Hypopharynx, vielleicht auch in den angrenzenden Schlunddrüsen enden (Textfigur 27 *Kon Mu Hö Ne* „Konnektivmundhöhlennerv". Es ist nicht unmöglich, daß dieses letzte Paar Nerven noch dem Tritozerebrum angehört.

Das sympathische Kopf-Nervensystem.

(„Eingeweidenerven").

Abbildungen: horiz.: Textfig. 5; Fig. 6, 7, 28, Taf. IX u. X; Textfig. 9, 11 (körperl.); sagitt.: Textfig. 6; quer: Fig. 13—25, Taf. X; Vergl. Textfig. 12. 17, 7, 36.

Bekanntlich entspringt aus jedem Knoten der Bauchganglienkette ein feiner Nerv, der zwischen den Konnektiven nach rückwärts geht, auf der Höhe des folgenden Knoten sich in zwei Äste teilt, deren jeder nahe der Gabelung ganglienartig anschwillt und dann neben den Seitennerven der zentralen Kette zu den Muskeln des Stigmenverschlusses zieht (Locusta viridissima nach LEYDIG). Diesem „Sympathikus der Ganglienkette" — der übrigens

bei Dytiscus fehlt und funktionell durch Abdominalnerven vertreten wird (HOLSTE 1910) — entsprechen die sympathischen Nerven des Gehirns, die man „Eingeweidenerven" genannt hat. Sie zerfallen in den unpaaren und den paarigen Sympathikus.

Das unpaare System besteht aus dem „Stirnganglion" *Sti Ga* (Frontalganglion) und seinem Konnektiv, dem „Stirnnerv" *Sti Kon* sowie den Nerven aus diesem Ganglion, vor allen dem „Schlundmagennerv" *Schl Ma Ne* („nervus recurrens" früherer Beobachter) mit seinen Ganglienanschwellungen. Die Konnektive verlassen bei Forficula das Dritthirn unmittelbar neben den Oberlippennerven (Fig. 7, 8, Taf. IX, Textfig. 5). Dasselbe wurde z. B. bei Lepisma (BOETTGER 1910), Amponotus (PIETSCHKER 1910), Palinurus (VIALLANES 1893), Myrmica (JANET 1899) DYTISCUS (HOLSTE 1910) festgestellt. Diese örtliche Zusammengehörigkeit scheint bei allen Insekten zuzutreffen. Bei einzelnen besitzen Frontalkonnektiv und Oberlippennerv sogar eine einzige gemeinsame Wurzel: „Labrofrontalnerv" *La fr Ne* (Apis Jonescu 1908, Gryllus VIALLANES 1887/93). Bei Forficula gibt das Konnektiv bald nach dem Austritt aus den Gehirn dorsalwärts einen Ast ab (Fig. 10, Taf. IX) — bei verschiedenen Insekten wurden solche Äste beschrieben; sie sollen bei DYTISCUS (HOLSTE) fehlen — zieht dann selbst etwas aufwärts und im Bogen um zwei merkwürdige dorsale Blindsäcke *Bli Sa* der Mundhöhle[1]) und ihre Rückziehmuskeln *Sg Mu* herum, wendet sich medianwärts und geht in das Stirnganglion über (Fig. 11, Taf. IX, Textfig. 5).

Das Stirnganglion (*Sti Ga*) ist beim Ohrwurm ziemlich groß und auffällig langgezogen (Textfig. 6) (bei Dixippus und Dytiscus liefert es gleichseitige Dreiecke als Horizontalschnittbilder (Textfig. 36). Seine Lage geht aus Textfig. 5 und 6 hervor. Ganglienzellen finden sich nur dorsal und lateral in seinem hinteren Teil (Fig. 6, Taf. IX, Textfig. 5, 6). Die Eintrittsstellen[2]) der Konnektive sind vorne. Im Gegensatz zu Myrmica (JANET), wo das Ganglion deutlich in paarige Knoten geteilt ist (s. PIETSCHKER 1910 a. a. O. Textfig. 2 p. 12 und Textfig 4, p. 14), finden sich beim Ohrwurm keine Anzeichen mehr, daß hier eine Verschmelzung ehemals paariger Partien vorliegt. — Bei Oedipoda und Caloptenus sind nach VIALLANES 1893 statt des einen Stirn-

1) Ähnliche Blindsäcke der Mundhöhle fand ich auch bei Dixippus morossus.

2) Über die Lageveränderung der Konnektive bei Insekten und Krebsen s. Tritozerebrum.

ganglions drei mediane Knoten verhanden. VIALLANES verallgemeinert diesen Befund zu Unrecht und bezieht ihn auf alle Insekten.

Aus dem Stirnganglion treten bei Forficula, abgesehen von einem Paar feinster, ganz kurzer Nervchen zu medianen Schlundmuskeln nur zwei unpaare, mediane Nerven: Nach vorn zieht ein dünnes Nervenfäserchen in die Oberlippengegend, zu vorderen Schlundmuskeln (Textfig. 5, 6). Es ist viel schwächer und kürzer als sein Homologon bei Dixippus (vgl. Textfig. 36) und Myrmica (JANET, Textfig. 1 und 2 bei H. PIETSCHKER). Seine Wurzel scheint im Gegensatz zu Myrmica einfach.

Einen „praefrontalen Nervenplexus", wie er bei Dytiscus besteht (HOLSTE), konnte ich bei Forficula nicht finden.

Kräftig entwickelt ist dagegen der zweite Nerv des Stirnganglions, der sogenannte Schlundmagennerv (N. stomatogastricus) *Schl Ma Ne* oder „rückläufige Nerv" (Fig. 6, 7, Taf. IX; Textfig. 5, 6). Er zieht in der Medianebene unmittelbar auf dem Darm und unter der Kopfaorta liegend nach rückwärts, geht also unter dem Gehirn hindurch. Bald darauf schwillt er zu einem kleinen Knoten, dem unpaaren „Hinterhirnknoten" *Hi Hi Kn* (Ganglion hypocerebrale (STRAUS-DÜRCKHEIM u. a.) oder G. occipitale (HEYMONS) an, das nach hinten den Schlundmagennerv weiterschickt, oder aber, wie bei Forficula und Melolontha nach hinten in zwei Äste ausläuft (Textfig. 5). Die Zahl dieser unpaaren Ganglien und das Verhalten des Schlundmagennerven hinter der ersten Anschwellung, dem Hinterhirnknoten, soll nämlich in den verschiedenen Ordnungen und sogar innerhalb derselben Insektenordnung sehr wechseln. Bei Dytiscus z. B. fehlt der Hinterhirnknoten ganz (HOLSTE). Der Schlundmagennerv sendet zahlreiche Ästchen nach rechts und links auf den Schlund und endet meist auf dem Magen in einem bald paarigen (Melolontha), bald unpaaren (Dytiscus) „Magenknötchen" (Ganglion ventriculare nach HOLSTE u. a., G. splanchnicum nach HEYMONS), das also bei der Imago nicht mehr im Kopf liegt, diesem aber ursprünglich angehört.

Ein paariges, sehr feines Nervchen aus dem vordersten Teil des Schlundmagennervs, bald hinter seinem Austritt aus dem Stirnganglion, zieht nach außen und unten und begleitet den Schlund an seiner Seite weit nach hinten. Es ist bei vielen Insekten vorhanden und soll nach BLANCHARD u. a. eine Verbindung mit dem „Gefäßganglion" herstellen (s. u.).

Der Schlundmagennerv und die Magenknötchen sollen Vorderdarm und Speicheldrüsen innervieren (bei Dytiscus ziehen zwei Nervenfäden über Kau- und Lymphmagen). Da bei Forficula die Speicheldrüsen ziemlich rückgebildet sind, dürfte hauptsächlich der Darm in Betracht kommen. [Mittel- und Enddarm werden vom Hoden-Darmnerven des letzten Abdominalganglions versorgt (Dytiscus nach FAIVRE)].

Das bisher besprochene unpaare System stellt nach den Ergebnissen von JANET den protozerebralen Sympathikus dar, wärend es nach VIALLANES u. a. dem Dritthirn zuzurechnen ist.

Der paarige Sympathikus *GfTrNe* besteht aus einem Paar oft sehr kurzer Stränge und zwei Paar „seitlichen" oder „peripheren" Ganglien, den „Gefäß-" und „Tracheenganglien" am hinteren Ende der Stränge. JANET nennt die Knoten neuerdings „postzerebrale sympathische Ganglien", eine fragliche Verbesserung, da ja auch der unpaare Schlundmagennerv ein postzerebrales Ganglion bildet: den unmittelbar hinter dem Gehirn liegenden „unpaaren Hinterhirnknoten". — Die paarigen Eingeweidenerven sind analog dem vorigen unpaaren als deuterozerebraler Sympathikus anzusehen. Ihr Ursprung wurde schon bei den Nerven des Zweithirns besprochen (p. 224). Beide Nerven sind beim Ohrwurm sehr fein und sind meist nur auf Querschnitten zu verfolgen. Sie verlaufen hier nicht „zu beiden Seiten des Schlundrohrs", wie für viele Insekten angegeben wird (z. B. KOLBE, Kenntnis d. Ins., 1893, p. 419), sondern dorsal vom Schlund: seitlich und weiter hinten mehr ventral in den Wänden der Kopfaorta (Fig. 20—25, Taf. X). Diese erweitert sich vorn tubenförmig und mündet unter dem Gehirn (Textfig. 5 *Ko Ao Mü*) frei aus. Die paarigen Nerven nähern sich nach hinten allmählich dem unpaaren Schlundmagennerv und scheinen schließlich mit ihm zu einer kleinen flachen Anschwellung, dem oben genannten unpaaren Hinterhirnknoten, zu verschmelzen. Ich konnte an demselben aber keine Ganglienzellen feststellen. Gleichzeitig schwellen die Seitenwände der Kopfaorta stark an und bilden nacheinander zwei Paar kugelige Körper von eigentümlicher, drüsenartiger Struktur (Textfig. 5 *Gf Tr Ga*). Das vordere Paar liegt tiefer und mehr seitlich, das hintere etwas höher und mehr median. Ihre Struktur erinnert sehr wenig an die nervöser Zentren. An den tiefgefärbten Zellen waren niemals Faserfortsätze wahrzunehmen. Vielleicht sind die Organe drüsiger Natur oder jenen birnförmigen Gebilden in den Herzkammern der Insekten zu vergleichen, die nach J. DOGIEL

1877 „apolare Nervenzellen des Herzens" sind. Ich kann nicht entscheiden, ob die Anschwellungen den „Gefäß-" und den „Tracheenganglien" mancher anderer Insekten entsprechen. Nach KOLBE 1893 und dessen Gewährsmännern E. BLANCHARD 1858, E. BRANDT 1879, nach HOLSTE u. a. sind nämlich die beiden vorderen Ganglien der paarigen Eingeweidenerven Gefäßganglien; das 2. Paar versorgt die Kopftracheen. — Erst jetzt, hinter den Anschwellungen der Gefäßwand, machen sich die zwei rückwärtigen Ausläufer des „unpaaren Hinterhirnknotens" von der Aorta frei und legen sich dem Darmrohr auf. Bei Forficula weichen also die Verhältnisse einigermaßen ab: die paarigen und der unpaare Eingeweidenerv verlaufen in der Aortenwand; wahrscheinlich fehlen ein eigentliches unpaares Hinterhirnganglion (mit Zellbelag) und die paarigen Gefäß- und Tracheenganglien. Vielmehr verschmelzen die paarigen Schlundmagennerven mit dem unpaaren. Nach HEYMONS sind die entsprechenden Ganglien während die Embryonal- und Larvenentwicklung noch vorhanden (vgl. Dixippus).

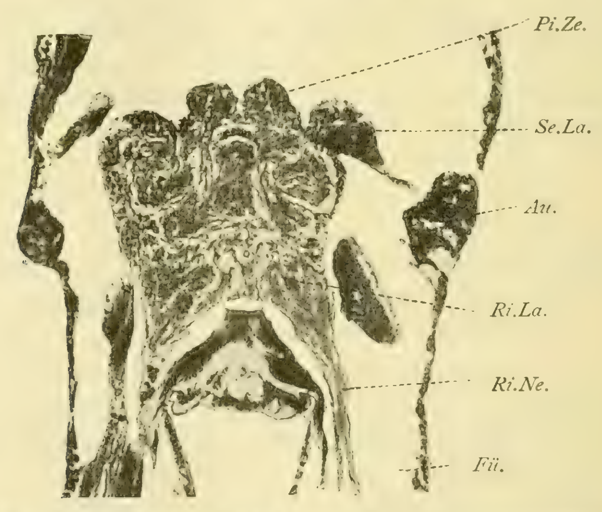
Bemerkungen über die Kopfdrüsen und Gehirne von Tomocerus flavescens TULLB., Eutermes peruanus f. aequatorianus HOLMGR. (Arbeiterin), Dixippus morosus ♀.

Zum Vergleich und zur besseren Beurteilung der Verhältnisse bei Forficula habe ich noch einige andere Insektenköpfe geschnitten, nämlich Tomocerus, Eutermes und Dixippus. Von diesen versprach besonders Eutermes wertvolle Ergebnisse, da ja die Termiten als soziale Tiere einen Höhepunkt der Gehirnentwicklung aufweisen mußten. Obwohl ich nur wenige Tiere jeder Art geschnitten habe, möchte ich doch die Ergebnisse hier kurz erwähnen, da besonders Eutermes und Dixippus Hirnteile besitzen, die noch von keinem anderen Typus bekannt sind. Dabei bietet die symmetrische Ausbildung der Teile eine Gewähr für die Richtigkeit der Beobachtung.

Tomocerus flavescens TULLB. (Textfig. 19, 29, 30) ist ein verhältnismäßig großer (ca. 8 mm) Springschwanz (Collembole). Bezüglich der Lageverhältnisse seines Gehirns und der Kopfnerven verweise ich auf die Arbeit HOFFMANNS 1908 (vgl. auch Textfig. 19). Das Gehirn weist zwar schon die Hauptteile auf; es steht aber auf niedrigerer Stufe als das der Orthopteren und Dermatopteren.

Die Zellhülle ist nämlich nur dürftig entwickelt, bildet meist nur zwei Zellschichten und fehlt z. T. ganz. Die einzelnen Zellen sind ziemlich groß und liegen locker, so daß sie im ganzen wenig zahlreich sind.

Interessant sind die Pilze (Textfig. 30). Die Fasermassen der Pilzhüte und Stiele fehlen. Die Stiele sind durch wenige sehr dicke Fahrstränge vertreten, die sich hinten in die Pilzzellen verästeln. An der Hinterseite des Gehirns findet sich nämlich jederseits eine beträchtliche Erhebung, das Homologon der Pilzzellhaube. Diese Pilzzellen unterscheiden sich aber in Größe und Färbung kaum von denen der Umgebung. Diese niederste Stufe der Pilze ist meines Wissens noch bei einem Käfer, Procrustes

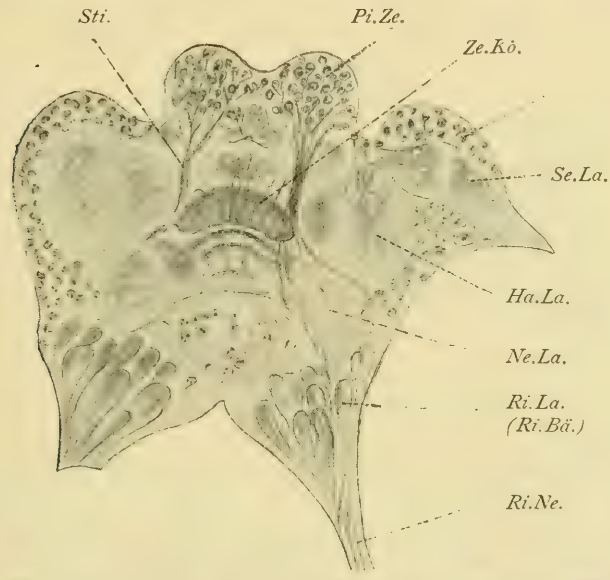


Textfig. **29**. Tomocerus flavescens Tullb. (Springschwanz). **Horizontaler Kopfschnitt.** Hirnbrücke (unterhalb der Pilzzellen!). Photo retuschiert. Vergr. 1 : 160.

coriaceus, dem Lederlaufkäfer (nach Haller) und bei Tabanus (nach Flögel, vielleicht überhaupt bei größeren Fliegen und bei manchen Hemipteren) bekannt. Auch hier fehlen die Pilzhüte vollständig und auch die Zellhauben sind nur wenig oder gar nicht durch Färbung und Kleinheit der Zellen ausgezeichnet. Aeschna sowie Dytiscus und Hydrophilus entbehren zwar ebenfalls der Pilzhüte, aber die Pilzzellen sind deutlich von den übrigen Ersthirnzellen differenziert. Dabei ist bei Aeschna diese Zellhaube noch einheitlich (Flögel), bei Dytiscus (Berger, Flögel) und bei Hydrophilus (Flögel) schon zweifach.

Die Sehlappen *Se La* von Tomoverus flavesc. sind ebenfalls sehr ursprünglich, was bei den primitiven Augen — das Tier hat jederseits ca. 12 kugelige Facetten — und der Lebensweise des Tieres, das „blindlings" drauf losspringt, nicht erstaunlich ist. Sie liegen auffallend weit hinten und zeigen Anfänge einer Zweiteilung (Textfig. 29, 30). Es scheint, als ob sie in diesem Stück den Sehlappen von Julus ähnlich wären (vgl. Abbild. v. HALLER, 1904, Fig. 2, Taf. XII).

Bei den Protozerebralloben scheint bereits eine Gliederung in Haupt- und Nebenlappen durchgeführt zu sein (Textfig. 30



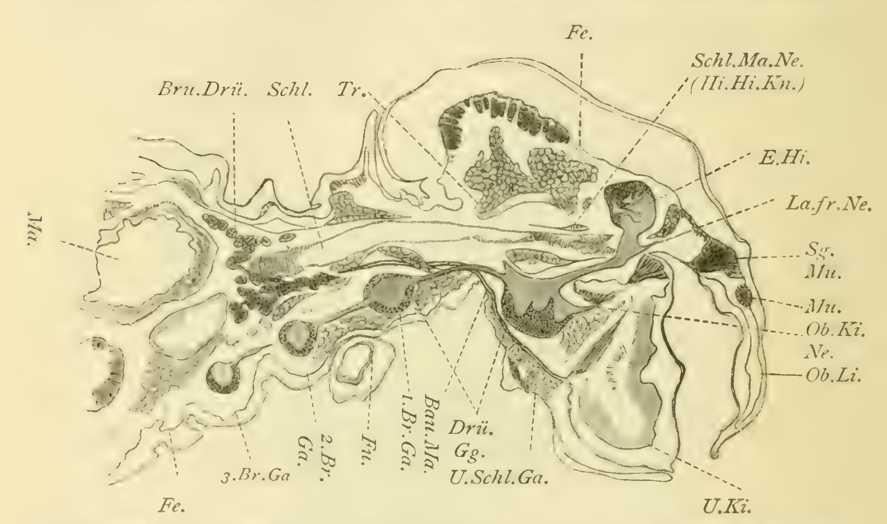
Textfig. 30. Tomocerus flavescens Tullb. **Horizontalschnitt des Gehirns.** Pilzhüte fehlen. Faserzüge statt der Stiele. Pilzzellen vor den übrigen Zellen nicht ausgezeichnet. Primitiver, zweiteiliger Sehlappen. Vergr. 1 : 200.

Ha La und *Ne La*). Der große Zentralkörper *Ze Kö* steht in inniger Beziehung zu dem medianen Verbindungsstück der beiden Nebenlappen. Hinter ihm liegt eine ansehnliche Hirnbrücke (Textfig. 29), deren einfacher Bogen im Gegensatz zu Forficula an die Brücken von Apis (JONESCU 1908, Fig. 31), Camponotus PIETSCHKER 1910, Fig. 34) und Acridiern (VIALLANES 1886, Fig. 21) erinnert.

Die Riechlappen *Ri La* fallen durch ihre mächtige Entfaltung auf. Ihre Größe entspricht den riesigen Fühlern von Tomocerus flavescens. Die Riechbällchen (Glomerulen) scheinen

statt der peripheren Anordnung bei Acridiern und Apis diesen ganz zu erfüllen. Sie sind sehr groß, dafür aber weniger zahlreich (Textfig. 29, 30).

Anm. Die Springschwänze bieten der mikroskopischen Untersuchung nicht unerhebliche Schwierigkeiten, besonders weil die Konservierungsflüssigkeiten meist ungenügend eindringen. Auch die von HOFFMANN eigens für diesen Zweck hergestelle Mischung (a. O. p. 683) konnte den Mißstand nicht ganz beheben.



Textfig. **31**. Eutermes peruanus f. aequatorianus. HOLMGR. Arbeiter. Kombination. **Sagittalschnitt** durch Kopf und Brust. Oberschlundganglion: Pilzhut, Enden der oberen und unteren rückläufigen Wurzel; Labrofrontalnerv. Schlundkonnektiv weit hinten eintretend. Unterschlundganglion: Oberkiefernerv, drei Ganglien, Speicheldrüsennerv. Bauchmark: drei Brustganglien (Hinterleibsganglien fehlen!). Brustspeicheldrüse mit Ausführgang und Mündung. Sympathisches Ganglion. Vergr. 1:54.

Eutermes peruanus f. aequatorianus HOLMGR.

Abbildungen: horiz.: Textfig. 32, 33; sagitt: Textfig. 31, 34, 35.

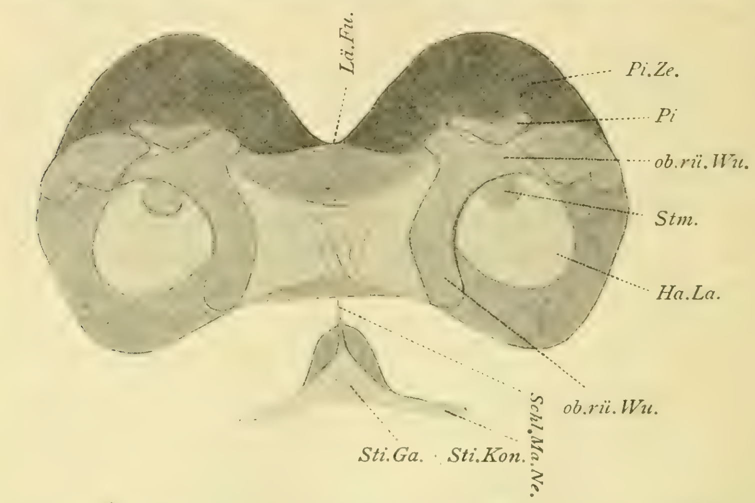
Das untersuchte Material, das ich in der Sammlung des Stuttgarter Zoologischen Instituts vorfand, stammt aus Guayaqil in Ecuador. Da die Schädelkapsel der Tiere, besonders der Nasuti, aus sehr festem Chitin besteht und mir keine frischgehäuteten Stücke zur Verfügung standen, da auch die Präparation des Gehirns bei der Kleinheit der Köpfe schwierig ist, so gelingt es nicht leicht, lückenlose Schnittreihen zu erhalten. Leider genügte die Konservierung in Alkohol nicht zur Aufklärung aller Einzelheiten.

Wenn ich meine Ergebnisse trotzdem veröffentliche, so geschieht dies deshalb, weil bisher — abgesehen von GRASSIS kurzen Angaben — überhaupt nichts vom Termitengehirn bekannt ist. Die Anatomie des Termitenkopfes weicht in einigen Stücken von der des Ohrwurms ab. Bei den Soldaten (NASUTI) würde dies noch mehr der Fall sein als bei der Arbeiterin, auf welche sich das Folgende bezieht. Doch will ich hier nur einige Beobachtungen über die Kopfdrüsen anführen. Die großen Seitenkopfdrüsen der Ohrwürmer fehlen der Termitenarbeiterin. Dagegen finden sich zwei hypodermale paarige Drüsen von ganz ähnlicher Struktur wie bei Forficula. Die eine ist dünn, z. T. bandförmig und zieht rechts und links dem Ösophagus entlang nach unten und hinten. Sie beginnt etwas tiefer als die Unterschlundbrücke des Dritthirns und liegt größtenteils der unteren der beiden Haupttracheen an, die in die Kopfkapsel eintreten. Hinten gewinnt sie den Zusammenhang mit der Hypodermis. Wegen dieser Lage halte ich sie für das Homologon der Hinterhauptsdrüse der Ohrwürmer. Dort ist sie aber viel schwächer ausgebildet als bei der Eutermes-Arbeiterin. Ein zweites Paar hypodermaler Drüsen liegt an der Hypodermis der hinteren Mundhöhlenwand, lateral von zwei großen Muskeln, die von dem die Schlundbänder umschließenden Tentorium zu den Unterkieferladen gehen. Sie sind kompakter und rundlicher als die vorigen und beginnen etwas tiefer als die Unterschlundbrücke. Über ihre Homologisierung kann ich nichts angeben, da ihre Lage von der der Schlunddrüse Forficulas ziemlich abweicht.

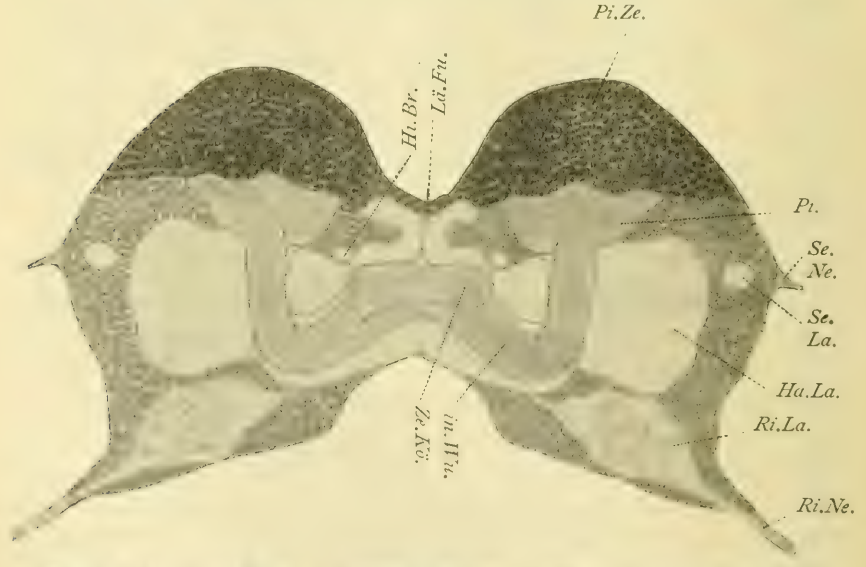
Die Speichelgänge von den Brustdrüsen (*Drü Gä* Textfig. 31) ziehen rechts und links von der unteren Grenze des Unterschlundganglions nach vorne, gehen nochmals ein wenig nach oben und münden nebeneinander in einer medianen Vertiefung am Boden der Mundhöhle vor dem Unterschlundganglion. Es gibt hier also im Unterschied zu sehr vielen anderen Insekten (z. B. Forficula gigantea) keinen gemeinsamen, unpaaren Ausführgang.

Gehirn. GRASSIS Bemerkungen beziehen sich auf Termes lucifugus. Sie finden sich in Übersetzung bei O. BÖTTGER, 1910 a. O. p. 812. Seine zugegebenen Schnittbilder sind aber für sich nicht verständlich. Einzelheiten werden von ihm nicht interpretiert. Tatsächlich ist es gerade für das Verständnis des Termitengehirns sehr nützlich, die Verhältnisse bei anderen niederen Insekten schon zu kennen.

Form, Größe, Lage, Hirnteile. Die äußere Form weicht nicht unerheblich von den gewohnten Bildern ab. Bekanntlich



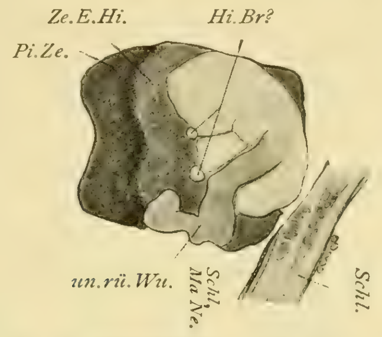
Textfig. 32. Eutermes peruanus f. aequatorianus. Holmgr. Arbeiter. **Horizontalschnitt.** Oberer rückläufiger Stiel mit pilzförmigem Ende („oberer Pilz"). Mittlerer (eigentlicher) Pilz oben gestreift. Stirnganglion mit Konnektiven und Schlundmagennerv. Vergr. 1 : 200.



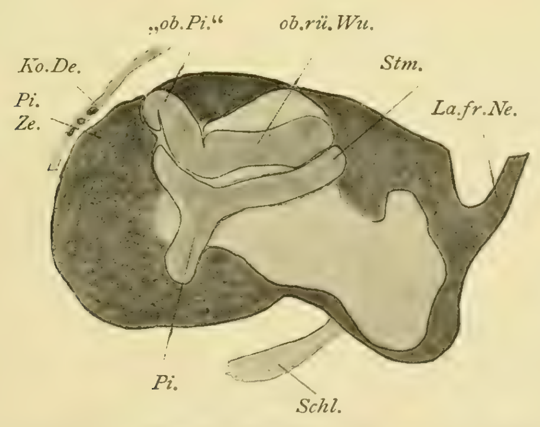
Textfig. 33. Dasselbe. **Tieferer Schnitt.** Massige Pilzhüte; hohe Zellhaube; Pilzstiele: Stamm und innere Wurzel; rückgebildeter Sehlappen; „*Seh*"-Nerv; Zahl der Zellen. Vergr. 1 : 200.

beeinflußt die Ausbilduug der Pilze die Gestalt der Hirnoberfläche, wie z. B. Alten für die Hautflüglergruppen gezeigt hat. Nun

ist bei Termes die Zahl der Ganglienzellen und besonders der Pilzzellen ganz erstaunlich groß. So sehen wir an der Hinterfläche des Gehirns mächtige, plötzlich steil ansteigende Hervortreibungen, die die Pilzkuppe der Ameisen, Bienen und Wespen an Größe wohl noch übertreffen (*Pi Ze* Textfig. 32, 33). Es liegt sehr nahe, das Termitengehirn mit dem der Ameise zu vergleichen, da doch



Textfig. 34. Dasselbe. **Sagittalschnitt.** Pilzzellen; untere rückläufige Wurzel mit „unterem Pilz“; Hirnbrücke? Schlundmagennerv; Schlund.



Textfig. 35. Dasselbe. **Sagittalschnitt,** mehr seitlich. Riesige Pilzkuppe. Becherförmiger Pilzhut. Stiele: Stamm und obere rückläufige Wurzel mit „oberem Pilz“. Labrofrontalnerv. Vergr. 1:243.

die biologischen Verhältnisse so viele Ähnlichkeiten aufweisen. Allerdings weichen die Termiten in ihrer Organisation beträchtlich von den Ameisen ab, was auch durch ihre systematische Stellung zum Ausdruck kommt. Wir werden unten sehen, daß auch die Ähnlichkeit der Pilzkuppen (Größe) rein äußerlich ist.

Ein weiterer Umstand ist von größtem Einfluß auf die äußere Form des Gehirns: das Lageverhältnis des Oberschlund-

ganglions zum Unterschlundganglion oder die Länge der Schlundkonnektive. Während bei Ameisen und Bienen Ober- und Unterschlundganglion vollständig zusammengerückt sind und eine einheitliche Masse bilden, besitzt Eutermes lange Konnektive: Ober- und Unterschlundganglion sind weit voneinander entfernt, wie bei vielen andern niederen Insekten, so bei Lepisma sacch. L. (Thysanure), Forficula aur. L. (Dermatoptera), Dixippus mor. (Bazilla), verschiedenen Heuschrecken. In diesem Stück gleicht also das soziale Archipter vielen seiner „niederen" Verwandten. Es ist allerdings nicht festgestellt, daß lange Konnektive für niedere Insekten typisch wären. Vielmehr sagt VIALLANES mit Recht, daß Form und Struktur des Insektengehirns von physiologischen Bedingungen abhängen, nämlich von der Art der Nahrung (Länge der Konnektive), von der Entwicklung der Sinnesorgane (große Augen der Libelle — großer Sehlappen ihres Gehirns, rudimentäre Fühler — rudimentäre Riechlappen desselben Tieres), endlich von den psychischen Fähigkeit. Dem unbeschadet scheinen mir obige Beispiele dafür zu sprechen, daß auch die systematische Stellung, d. h. die verwandtschaftlichen Beziehungen eine wesentliche Rolle bei der äußeren Form des Insektengehirns spielen. Auch die quere Unterschlundbrücke des Dritthirns ist bei Eutermes wie bei anderen niederen Insekten infolge der langen Konnektive noch frei, d. h. noch nicht in das Unterschlundganglion einbezogen. Übrigens macht diese Querbrücke den Vorteil, der nach VIALLANES durch lange Konnektive gewährt ist, z. T. illusorisch, da sie den Spielraum für den Schlund ganz wesentlich verkleinert. (Die Bedeutung der systematischen Stellung für die Hirnausbildung wird aber noch deutlicher durch den inneren Gehirnbau erwiesen; s. u.).

Außerdem scheinen mir Ausnahmen von der VIALLANESschen Regel zu bestehen; so sind doch die Hemipteren typische Sauger, trotzdem sind Ober- und Unterschlundganglion bei Fulgora nur wenig verschmolzen, während Brust- und Hinterleibsganglien dieser Tendenz ganz extrem gefolgt sind (zusammen ein Knoten). Vielmehr erinnern die Verhältnisse sehr an Periplaneta mit ihren beißenden Mundwerkzeugen (vgl. Textfig. 21 mit 17). Umgekehrt beißen die allermeisten Ameisen, trotzdem sind Bauch- und Scheitelhirn aufs innigste verschmolzen, jedenfalls vielmehr als bei Fulgora (Textfig. 7).

Endlich wird die äußere Gestalt des Termitengehirns charakterisiert und von der normalen Gestalt sehr unterschieden durch

das Fehlen äußerlicher Sehlappen. Da die Termiten völlig blind sind, so bildet dieser Fall ein hübsches Gegenbeispiel zum rudimentären Olfactorius der Libellen und ist eine weitere Stütze der Ansicht VIALLANES. (Vgl. die Sehlappen p. 252.) Er bestätigt auch den Satz HALLERS über die Beziehung zwischen Pilzen und Sehlappen, wonach die Ausbildung der Pilze im umgekehrten Verhältnis zu der der Sehlappen steht.

Wir haben oben gezeigt, daß die Lage des Gehirns im Kopf, ebenso der Winkel zwischen Ober- und Unterschlundganglion bedeutenden Schwankungen unterworfen ist. So liegt nach JONESCU bei der Drohne das Gehirn unmittelbar der vorderen, bei der Arbeitsbiene der hinteren Wand der Kopfkapsel an und hält bei der Königin eine mittlere Lage ein. Umgekehrt liegt beim Ameisenmännchen das Gehirn am weitesten rückwärts, etwa zentral in der Kopfhöhle, bei der Arbeiterin dicht hinter der vorderen Chitinwand (PIETSCHKER). JONESCU ist der Ansicht, daß die Lage des Gehirns vom Vorhandensein und der Lagerung der Ozellen abhängt. Auch bei der Ameise ist nach PIETSCHKER die Entwicklung der Sinneslappen von Einfluß auf die Lage. Bei der Termitenarbeiterin entsprechen die Lageverhältnisse des Gehirns denen der Ameisenarbeiterin und der Drohne (Textfig. 31, 8). Allerdings würde die Erklärung JONESCUS für Eutermes nicht passen, da ja Ozellen fehlen. — Der Begriff des Hirnwinkels wurde schon oben besprochen (p. 178). In dieser Hinsicht scheint mir die Termitenarbeiterin der Bienenarbeiterin zu gleichen (Textfig. 31).

Das Gehirn der Arbeitstermite besteht aus den gewöhnlichen Hauptteilen, Ersthirn mit Pilzen und Zentralkörper, Zweithirn, Dritthirn und Unterschlundganglion; nur der Sehlappen ist fast ganz rückgebildet. Ob die Protozerebralloben wie bei Gradflüglern aus Hauptlappen und Nebenlappen mit einem medianen verbindenden Mittelstück bestehen, konnte ich nicht feststellen. Dagegen scheint eine wohlentwickelte Hirnbrücke vorhanden zu sein (*Hi Br* Textfig. 33, 34).

Die Pilze zeigen — wie zu erwarten — sehr auffällige Abweichungen. Jederseits ist ein mächtiger Pilz verhanden, der allerdings zwei Einsenkungen besitzt (Textfig. 33 *Pi*). Diese erscheinen auf Horizontalschnitten sehr flach, schalenförmig (nicht so auf Sagittalschnitten, wo sich ein deutlicher Becher zeigt (Textfig. 35). Außerdem ist die Fasermasse so dick, daß — wenig-

stens auf Horizontalschnitten — das Bild eines massiven Bechers, eines Pilzes mit schwach konkaver Hutfläche, entsteht.

Die größte Abweichung und das charakteristische Merkmal des Termitengehirns bilden aber die Pilzstiele. Ihr Stamm geht wie gewöhnlich nach vorn, gabelt sich hier aber nicht in zwei, sondern in drei Wurzeln: außer der inneren und der rückläufigen (oberen) Wurzel (= der „vorderen" Wurzel der Hautflügler) gibt es noch eine untere rückläufige Wurzel (Textfig. 34 *un rü Wu*). Die innere Wurzel spaltet sich wahrscheinlich nochmals in zwei Teile, die unter und vor dem Zentralkörper enden (Textfig. 33 *inn Wu*). Die obere rückläufige Wurzel ist sehr kräftig, zieht fast parallel dem Stamm nach rückwärts, macht ein scharfes Eck, um außerhalb der Fasermasse keulenartig zu enden (Textfig. 35 *ob rü Wu*). Da diese mächtige Endkeule ganz von Zellen umgeben ist, macht sie — besonders auf Horizontalschnitten — den Eindruck eines oberen Pilzes (*„ob Pi"* Textfig. 32, 35). Die untere rückläufige Wurzel (*un rü Wu* Textfig. 35) dringt mit ihrem sonderbar gestalteten (zweimal gebogenen) Ende noch tiefer in die Zellen ein als bei der oberen Wurzel. Sie erreicht aber nicht die charakteristischen Pilzzellen. Bei der Termite erreichen somit die Pilzstiele ihre mächtigste Entwicklung; ihre verdickten Enden sind sozusagen das Gegenstück ihrer verdickten Anfänge, der Pilzhüte. Die „oberen" und „unteren Pilze" sind aber jedenfalls den mittleren nicht gleichwertig. Diese eigentlichen („mittleren") Pilze zeigen merkwürdigerweise nicht die ausgesprochene Becherform der sozialen Hymenopteren, die auf Oberflächengewinnng ausgeht; dagegen eine mächtige kompakte Fasermasse. Der Vergleich mit den Pilzen der Wespe zeigt diesen sehr sonderbaren Unterschied am deutlichsten (vgl. auch die ganz verschiedene Ausbildung der Pilzstiele).

Medianwärts von den Pilzen findet sich bei Eutermes noch ein weiterer paariger Anhang des Ersthirns (Textfig. 33), dessen Bedeutung ich nicht ermittelt habe.

Der Sehlappen ist beim Arbeiter von Eutermes pernanus äußerlich gänzlich geschwunden und seine Stelle nur durch den gleich wohl vorhandenen „Seh"nerv bezeichnet. Innerlich findet sich noch ein ganz kleiner einheitlicher Rest der ursprünglichen drei Fasermassen (*Sc La* Textfig. 33). Dieser Faserrest ist von wenigen zugehörigen Zellen umgeben, die bekanntlich durch ihre intensivere Färbung von den gewöhnlichen Zellen abstechen und den Pilzzellen ähneln. Die Arbeiterin von Eutermes peruanes beweist also — wie die

blinde Typhlopone (nach RABL-RÜCKHARDT) und Anophtalmus tellkampfii, dem aber anscheinend auch der Sehnerv fehlt (nach PACKARD 1909, S. 24) —, daß verkümmerten oder verschwundenen Sinneswerkzeugen auch rückgebildete oder fehlende Nervenzentren entsprechen. — Besonders interessant ist der eben noch nachzuweisende Rest des sehr langen Sehnerven (s. u. bei den Kopfnerven).

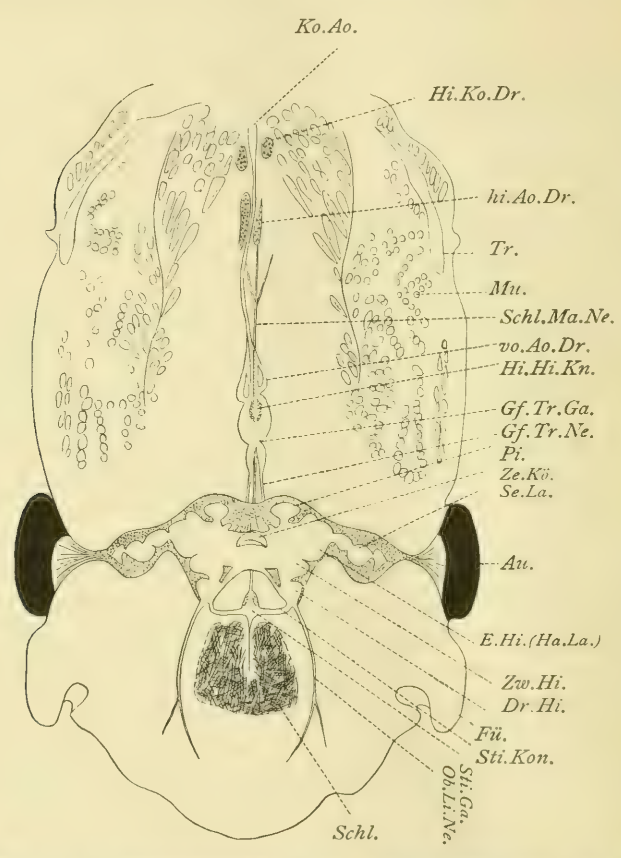
Die Riechlappen besitzen deutliche, zahlreiche Glomerulen, sind aber verhältnismäßig klein. Man müßte hiernach annehmen, daß das Geruchsvermögen der Termiten nicht sehr hoch entwickelt ist. Zwar zeigen die Versuche ESCHERICHS, daß der Nestgeruch eine große Rolle spielt, doch haben sie auf ihren gebauten Wegen, Gängen und Galerien den Geruchssinn jedenfalls weniger nötig zur Orientierung.

Eutermes besitzt auch eine außerordentlich kräftige Unterschlundkommissur des Dritthirns. Sie besitzt — abweichend von Forficula und den Heuschrecken — einen Ganglienzellbelag. Ob sie — wie bei Dixippus — nur einfach, oder — wie bei Forficula und Phyllopoden — doppelt ausgebildet ist, konnte ich nicht sicherstellen. Ersteres halte ich für wahrscheinlicher.

Die langen, im Querschnitt kreisrunden Schlundkonnektive sind eine Strecke weit völlig von dem inneren Chitinskelett des Kopfes umschlossen, dessen Bau anscheinend ziemlich von dem üblichen abweicht. Das Unterschlundganglion ist durch die abweichende Lage des Mandibelganglions vor der Eintrittsstelle der Schlundkonnektive ausgezeichnet.

Bezüglich der Kopfnerven ist der „Sehnerv" besonders merkwürdig. Obwohl die drei Sehmassen auf einen kleinen, einheitlichen Rest rückgebildet sind, findet sich noch ein sehr langer, dünner „Sehnerv" (*Se Ne*), der zur Hypodermis zieht. Die Hypodermiszellen sind an dieser Stelle etwas in die Länge gezogen. Es ist nicht zu entscheiden, ob diese Zellen funktionslos geworden sind oder nun einem anderen Zweck dienen. Hier erwähne ich auch den unpaaren Nervus recurrens aus dem Frontalganglion und den paarigen sympathischen Darmnerv zu den Ganglien der Kopfaorta. Ich sah noch zwei weitere paarige Nerven, von denen meines Wissens einer, vielleicht auch beide bisher keine Homologa bei anderen Insekten besitzen. Der eine tritt lateral vom Pilz aus dem Ersthirn, der andere unterhalb des Pilzes ebenfalls aus dem Ersthirn, vielleicht auch aus dem hintersten Teil des

Zweithirns. Beide ziehen nach außen hinten und oben. Der letztere Nerv entspricht vielleicht dem Tegumentarnerv der Acridier aus deren Nebenriechmasse (VIALLANES 1887). — Der Riechlappen entsendet die Fühlernerven *Ri Ne* (2?) (Textfig. 33), das Dritthirn die kräftigen Labrofrontalnerven *La fr Ne* (Textfig. 35) zur Ober-



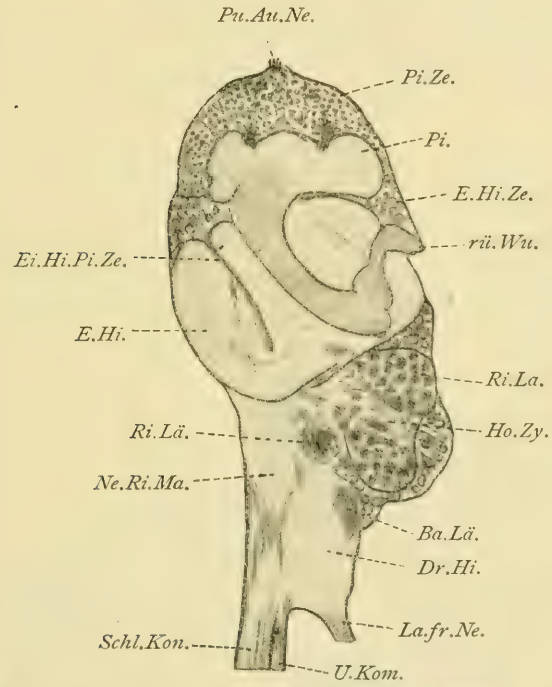
Textfig. **36**. Dixippus morosus ♀ Im. **Horizontalschnitt** des Kopfes. Kombination. Einfacher Pilz; Zentralkörper; Sehlappen mit drei Sehmassen; Zweithirn; Dritthirn wohl abgesetzt und groß; Oberlippennerv; Stirnganglion mit Konnektiven, vorderem und Schlundmagennerv; unpaarem Hinterknoten; paarige Eingeweidenerven mit Gefäß- und Tracheenganglien und drüsigem Organ; zwei Paar Kopfdrüsen. Vergr. 1:27.

lippe und zum Frontalganglion *Sti Ga* (Textfig. 32). — Am Unterschlundganglion fand ich außer den Oberkiefer-, Unterkiefer- und Unterlippennerven noch zwei Nerven, die nach ihrer Austrittsstelle und Richtung dem Speicheldrüsennerv und dem Unterkiefermuskelnerv von Forficula entsprechen.

Dixippus morosus ♀ = Caurasius morosus (BRUNNER v. WATTENWYL und REDTENBACHER).

Abbildungen: horiz.: Textfig. 36; sagitt.: Textfig. 37, 38, 39; Pilz: Fig. 30, Taf. IX.

Die viel gezüchtete Stabheuschrecke gehört bekanntlich zur Familie der Phasmiden, die durch mancherlei morphologische und biologische Besonderheiten interessant sind (Mimikry, Schaukelinstinkt, Schutzstellungen, Farbenwechsel, Parthenogenesis, Fehlen der Flügel usw.)[1]. Der Kopf ist — wie der Körper überhaupt —



Textfig. **37**. Ödipoda coerulescens; **Lageverhältnis der Hirnteile**, Sagittalschnitt nach VIALLANES 1887. Vergr. 1 : 37. Vgl. hiermit Fig. 39. Taf. XII.

in die Länge gestreckt; dadurch erscheinen auch die Abmessungen der inneren Teile vielfach verändert. Hier will ich nur kurz erwähnen, daß ich zwei hypodermale Kopfdrüsen fand, von denen die eine zweifellos der Hinterhauptsdrüse der Ohrwürmer und der Termitenarbeiterin entspricht, die andere ganz kleine rechts und links dem Schlund entlang zieht.

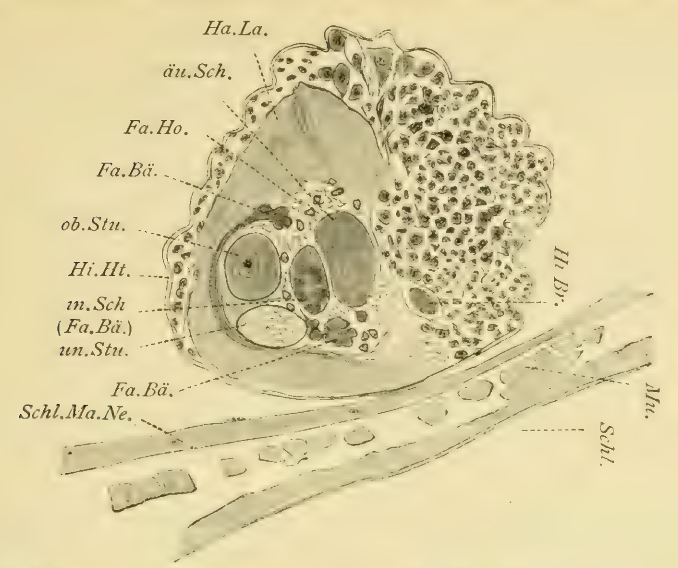
1) Vgl. WALDEMAR SCHLEIP, Der Farbwechsel von Dixippus morosus, Zool. Jahrb. 1910, Bd. XXX.

Das Gehirn ist im Verhältnis zur Größe des Kopfes klein. Seine Lage im Kopf sowie das Lageverhältnis seiner Teile habe ich schon oben im Abschnitt über den Ohrwurm erwähnt (p. 170 ff.).

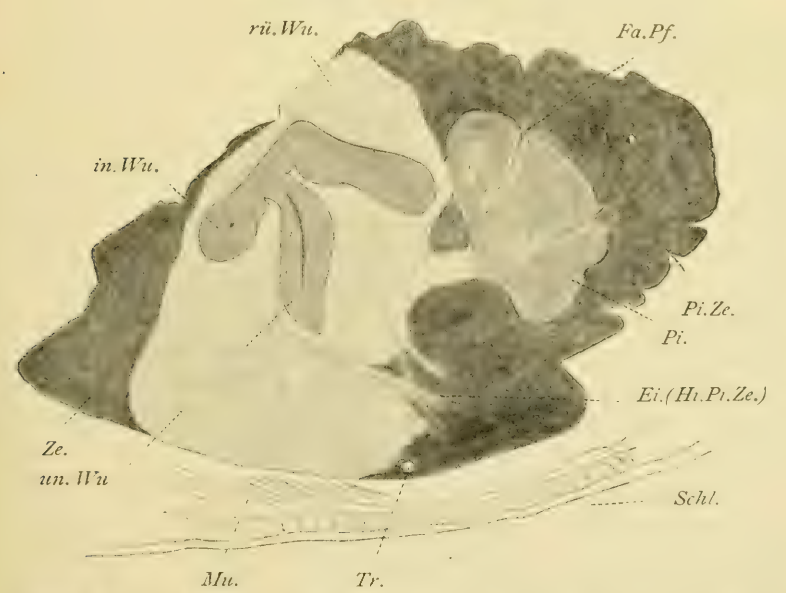
Die Pilze (*Pi*) der Stabheuschrecke (Textfig. 36, 29, 39) sind in mehrfacher Hinsicht interessant. Sie sind jederseits nur in der Einzahl vorhanden, wie dies auch bei der Maulwurfsgrille (Gryllotalpa vulgaris L.) der Fall ist (DIETL 1876). Die Form der Hüte ist ungefähr die einer massiven Halbkugel, deren gewölbte Fläche vom Gehirn abgekehrt ist, ebenso wie bei Gryllotalpa. Die Stabheuschrecken stehen also in dieser Hinsicht der Maulwurfsgrille näher als unseren Feldheuschrecken, bei denen der Pilz nach VIALLANES schon die Becherform (einer hohlen Halbkugel, deren konkave Fläche vom Gehirn abgekehrt ist) aufweist. Die Pilzhüte haben zahlreiche, mächtige Einströmungen, in deren Anordnung ich noch keine Regelmäßigkeit finden konnte

Die Stiele der Pilze (vgl. Fig. 30, Taf. IX; körperlich) sind durch eine Besonderheit ausgezeichnet, welche sie von allen bisher bekannten Insektengehirnen unterscheidet. Sie haben konzentrischen Bau[1] wie die der Maulwurfsgrille (nach DIETL 1876); aber der Stamm teilt sich vorn nicht nur in zwei, sondern in drei Wurzeln: außer der inneren (*inn Wu*) und der rückläufigen (vorderen) Wurzel (*rü Wu*) gibt es hier noch eine untere Wurzel (*un Wu*). An der Verzweigungsstelle der drei Wurzeln liegt eine deutliche Einströmung von Fasern der vorderen Erst-hirnzellen in den Stiel (vermutlich — der Richtung nach — in den Stamm). Die rückläufige Wurzel endet zwar nicht in der Zellhülle (wie bei der Küchenschabe und der Termitenarbeiterin), sondern innerhalb der Fasermasse (ähnlich dem Ohrwurm). Aber sie geht im Unterschied von diesem weiter rückwärts und erreicht sogar den Pilzhut wieder (ohne in sichtbare Beziehung zu ihm zu treten [Textfig. 39]). Sie ist ferner nach außen gekrümmt, was in geringerem Grade schon beim Ohrwurm der Fall war. — Die innere Wurzel besitzt zentral einen dünnen, viel dunkler ge-

1) Das Gehirn der Stabheuschrecke ist im allgemeinen ein ausnehmend günstiges Studienobjekt. Seine Elemente, Zellen und Fasern sind sehr groß und daher der histologischen Untersuchung viel leichter zugänglich als die vom Ohrwurm. In Querschnitten des Sehlappens (also Sagittalschnitten des Kopfes) fand ich z. B. deutliche Bilder der Einströmungen, Zellfortsätze, Verbindungrn der Zellen unter sich, ähnlich denen, die HALLER 1905 (a. O. Taf. XVI, Fig. 18) vom Riechlappen der Küchenschabe (Periplaneta orientalis) gegeben hat.



Textfig. **38**. Dixippus morosus ♀ Im. **Sagittalschnitt**, fast median. Zentralkörper: äußere (hintere) und innere (vordere) Schale; letztere mit Faserballen; darunter zahlreiche Knollen (tubercules VIALLANES); oberhalb eine Knolle mit Faserzug, alles umhüllt vom „Faserhof". Hirnbrücke. Stiele: innere Wurzel quer mit oberem und unterem Ast, letzterer eben endend. Schlundmagennerv. Vergr. 1:160.



Textfig. **39**. Dasselbe. **Sagittalschnitt**, etwas mehr medial als Schnitt, Taf. XII, Fig. 39. Einfacher Pilz mit vielen Einströmungen Pilzzellen wenig vor den übrigen ausgezeichnet. Stiele: hinteres Ende des Stammes tangential; rückläufige Wurzel längs, innere Wurzel quer, untere Wurzel längs. Zentraler Faserstrang in letzteren. Einströmungen. Verg. 1:160.

färbten Faßerstrang, der weniger deutlich auch den anderen Wurzeln zukommt (Textfig. 39). Sie gabelt sich medianwärts in zwei Zapfen, die untereinander liegen (Textfig. 38 *ob Stu* und *un Stu*). Der untere Zapfen endigt früher als der obere, welcher die Medianebene erreicht. — Die untere Wurzel geht von der Abzweigungsstelle hinter der inneren Wurzel und seitlich vom Zentralkörper fast genau abwärts (Textfig. 39). Alle drei Wurzeln endigen blind. Die untere Wurzel ist vermutlich wie die innere und rückläufige Wurzel als Homologon der Trauben (Lepisma — Böttger 1910) anzusehen.

Die Zellen der Pilze sind durch Kleinheit und tiefere Färbung deutlich von den angrenzenden zu unterscheiden. Eine ventrale Partie scheint von den dorsalen Teilen etwas abgesondert (*Hi Pi Ze* Textfig. 39).

Die Sehlappen (*SeLa*) zeigen keine auffälligen Abweichungen, das Größenverhältnis ist ähnlich wie beim Ohrwurm (Textfig. 36).

Der Zentralkörper (*ZeKo*) (Textfig. 36, 38) besteht wie gewöhnlich aus einer größeren äußeren (hinteren) und einer kleineren inneren (vorderen) Kapsel. Bei letzterer konnte ich Glomerulenstruktur beobachten (*Fa Bä*).

Viallanes entdeckte bekanntlich unterhalb des Zentralkörpers die sogenannte Knolle des Zentralkörpers (la tubercule du corps central). Während sie bei den Feldheuschrecken nur in einem Paar vorhanden ist und beim Ohrwurm jedenfalls fehlt, gibt es bei der Stabheuschrecke eine große Anzahl solcher Körper, die — unter der inneren (vorderen) Schale gelegen — vermutlich den Knollen entsprechen (*Fa Bä* Textfig. 38). Sie erscheinen mit ihrer Glomerulenstruktur wie abgelöste Teile dieser inneren Schale. Bei einzelnen von ihnen lassen sich ausstrahlende Faserzüge beobachten. Besonders eine Knolle, die als einzige oberhalb der inneren Schale liegt, sendet einen dickeren Faserstrang nach vorn, in großem Bogen um den oberen Stumpf der inneren Wurzel herum und anscheinend wieder nach hinten (Textfigur 38).

Eine abgegrenzte Fasermasse unterhalb und median von den Pilzen entspricht wohl der Hirnbrücke (*Hi Br*). Sie ist viel deutlicher als beim Ohrwurm entwickelt und erscheint lateralwärts zweiteilig (Textfig. 38).

Auf die zahlreichen Faserzüge innerhalb des Ersthirns, die hier mit aller wünschenswerten Klarheit hervortreten, kann ich hier nicht eingehen.

Vom Zweithirn scheint der wohlabgesetzte, etwas seitliche Riechlappen (*RiLa*) mit seinem Riechbällchen die ventrale Nebenriechmasse an Größe zu übertreffen (vgl. dagegen Forficula, p. 176) (Textfig. 37).

Das Dritthirn (*DrHi*) ist verhältnismäßig sehr groß ausgebildet und vom Zweithirn durch einen dorsalen und lateralen Spalt in der Fasermasse abgeschnürt (vgl. dagegen Forficula). Seine Unterschlundkommissur ist wie bei den Feldheuschrecken und anscheinend den meisten Insekten und im Gegensatz zu Forficula nur einfach. Sie liegt lange nach unten unter demselben Neurilemm wie die Schlundkonnektive und entfernt sich auch tiefer nur ganz wenig von ihnen. (Übergang und Mittelstufe zwischen Forficula und Cossus-Raupe vgl. Textfig. 11 und 16.) Ihr Querschnitt ist, wie der der langen Schlundkonnektive, kreisrund. Letztere (*SchlKon* Textfig. 13) enthalten (auf Horizontalschnitten) merkwürdige Kerne oder kleine Zellen, die sich mit Hämatoxylin sehr tief färben.

Das Unterschlundganglion (*UGa* Textfig. 13), ist etwa walzenförmig. Die drei Ganglien der Mundwerkzeuge — beim Ohrwurm durch tiefe Einschnitte in die Fasermasse gesondert — sind hier kaum angedeutet. Die Konnektive treten vorn und ziemlich tief in das Ganglion ein (vgl. dagegen Eutermes p. 266, 68).

Von Kopfnerven fällt besonders der mächtige Oberlippennerv (*ObLiNe*) auf. Er ist — infolge der Länge des Kopfes — viel länger als beim Ohrwurm und gabelt sich vorn in zwei Äste, von denen der innere besonders die dorsale Wand der Mundhöhle versorgt. Er verläßt das Dritthirn abweichend von Apis, Forficula und anderen Insekten schon gesondert vom Frontalkonnektiv und selbständig, und zwar ein wenig mehr seitwärts und tiefer als die Konnektive zum Frontalganglion (*StiKo*). Diese letzteren sind auffällig kurz und viel dicker als die Oberlippennerven. Das Ganglon selbst (*StiGa*) entsendet nach vorn einen sehr feinen Nerven, nach hinten einen kräftigen „Recurrens" oder „Schlundmagennerv" (*SchlMaNe*) als unpaaren Sympathicus. Außerdem sind die paarigen sympatischen Nerven aus dem Zweithirn vorhanden (*GfTrNe*). Da diese Teile viel größer und klarer als bei Forficula ausgebildet sind, so will ich sie etwas ausführlicher beschreiben. Der „Schlundmagennerv" bildet kurz hinter dem Gehirn ein kleines, normal gebautes Ganglion, d. h. mit innerer Fasermasse und umgebenden

Zellen, und geht von dem Ganglion ebenso kräftig noch weit nach hinten (*HiHiKn* Textfig. 36). Dieses Ganglion entspricht dem Ganglion hypocerebrale oder occipitale (Heymons) anderer Insekten. Es kann zuweilen fehlen (Dytiscus nach Holste 1910). Die beiden paarigen Nerven — man könnte sie nach ihrer Bestimmung (J. H. Strauss-Dürkheim 1828, L. Blanchard 1851, E. Brandt 1879 u. a.) analog dem „Schlundmagennerv" „Gefäßtracheennerven" heißen — münden viel weiter hinten in die „paarigen sympathischen Ganglien" oder „Gefäßganglien". Diese unterscheiden sich aber wesentlich vom Stirn- und „Occipitalganglion", indem keine Sonderung der Fasermasse von der Zellmasse durchgeführt ist, sondern die Zellen in den Faseransammlungen zerstreut liegen. Im allgemeinen liegen die meisten Zellen an den lateralen Seiten, der größere Teil der Fasermasse liegt median. Diese Ganglien befinden sich bei Dixippus nicht auf der Seite des Darmes, wie z. B. bei der Cossusraupe (s. Textfig. 16), sondern ganz dorsal und berühren sich median beinahe. Sie liegen der Wand der Kopfaorta (*KoAo*) innig an. Es sind zwei solcher Ganglienpaare zu unterscheiden: die vorderen, in welche unten der paarige Sympathicus mündet, viel kleiner und schlanker als die hinteren größeren und ovalen. Sie sind nur durch eine Kerbe voneinander getrennt und ganz gleich gebaut. Vermutlich entsprechen sie den vier sympathischen Ganglien der Küchenschabe (Hofer, Br. 1887). Nach Lyonnet u. a. versorgt das erste dieser sympathischen Ganglienpaare das Rückengefäß, während das zweite nach Straus-Dürckheim, Brandt u. a. Tracheen innerviert. Einen Verbindungsnerven zwischen den Gefäßganglien und den Maxillarnerven (Dytiscus — G. Holste) oder dem Sehnerven und Mandibelnerven (Melolontha — Straus-Dückheim) konnte ich bei Dixippus nicht finden. — Nun gibt es in der Embryonalentwicklung von Forficula, Gryllus und Blattiden (nach Heymons 1895 a. O., p. 45—50) noch weitere sympathische Ganglien, die z. T. nachträglich aus dem Kopf in den Thorax verlagert sind oder andere Wanderungen ausgeführt haben. Bei Forficula (jungen Larven) bildet der Schlundmagennerv ein vorderes (Ganglion occipitale) und ein hinteres Ganglion (G. splanchnicum) — nach anderen Autoren G. hypocerebrale und ventriculare genannt. Bei jungen Larven von Forficula gehen vom Ganglion occipitale aus statt eines unpaaren Schlundmagennerven zwei laterale Nerven weiter und bei Grylliden sind sogar die splanchnischen Ganglien paarig. Außer-

dem liegen nach HEYMONS zwei „Ganglia allata“ am Schlund, bei Forficula oberhalb desselben in der Mittellinie verbunden, bei Blattiden und Grylliden unverbunden. Diese unterscheiden sich aber genetisch von den übrigen, da sie an der Maxillenbasis entstehen und erst später aufwärts und rückwärts wandern. — Bei Dixippus ist der Nervus recurrens und sein vorderes Ganglion (occipitale) unpaar wie bei Forficula. Hier (bei Dixippus) ist der Schlundmagennerv aber auch hinter diesem Ganglion unpaar. Das Ganglion splanchnicum (ventriculare) liegt — wenn vorhanden — jedenfalls nicht mehr im Kopf.

Es gibt nun noch weitere ganglienförmige Gebilde im Kopf der Stabheuschrecke, denen ich aber lieber drüsigen Charakter zusprechen möchte, nämlich ein Paar größere, die hinter den großen paarigen Sympathicusganglien diesen unmittelbar anliegen und zwei Paar kleinere weiter hinten im Kopf. Die vorderen größeren Gebilde (*vo Ao Dr* Textfig. 36) stehen in engstem Zusammenhang mit der Kopfaorta, wahrscheinlich gilt dies auch von den hinteren. In den vorderen Gebilden befindet sich je ein länglicher Hohlraum, der von einer dicken, Cuticulaähnlichen Schicht ausgekleidet ist. Die tief sich färbenden Zellen sind von mittlerer Größe, lagern dicht und sind mit zahlreichen Chromatinkörnchen erfüllt. — Den beiden hinteren Gebilden (*hi Ao Dr*) fehlt der Hohlraum, dagegen haben ihre Zellen ein ganz ähnliches Aussehen.

Bezüglich der Nerven des Unterschlundganglions will ich nur kurz anführen, daß die Austrittsstellen der Mundwerkzeugnerven ziemlich anders als bei Forficula, nämlich nahe beieinander und weit vorn am Unterschlundganglion liegen. Diese Nerven sind alle zweifach ausgebildet (vgl. Blattiden und Mantiden nach VERHÖFF, p. 227). Von dem Mandibelnerv geht ein feiner Ast dorsalwärts zum Boden der Mundhöhle [1]. Er entspricht wohl einem ähnlichen, aber viel schwächeren Zweig des Mandibelnerven von Forficula (p. 238).

[1] Die Nerven der Mundwerkzeuge bilden bei Dixippus z. T. gangliöse Anschwellungen, wie sie ähnlich bei Tomocerus (HOFFMANN) (Textfig. 9) und Myrmica (JANET) (s. PIETSCHKERS Textfig. 1—3) bestehen.

Quellentafel.

ALTEN, HANS VON, 1910, Zur Phylogenie des Hymenopterengehirns. Jen. Zeitschr., Bd. XLVI, p. 511—590.

APATHY, S., 1897, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitt. aus d. zool. Stat. z. Neapel, Bd. XII.

BAUER, VIKTOR, 1904, Zur inneren Metamorphose des Zentralnervensystems der Insekten. Zool. Jahrb., Abt. Anatomie, Bd. XX, p. 123—152.

LA BAUME, W., 1908, Beobachtungen an lebenden Phasmiden in der Gefangenschaft. Zeitschr. w. Ins., Biol., Bd. IV, p. 52—57.

BECKER, E., 1903, Anatomie comparée des glandes céphaliques chez les Collembola (russisch). Mém. Soc. Amis. Sc. nat. Anthrop. Ethnogr. Univ. Moscou, T. XCVIII. Trav. Sect. Zool., T. XIII. Journ., T. III, Nr. 5, p. 1—19.

BELLONCI, Morphologia del sistema nervoso centrale della Squilla Mantis. Ann. d. Mus. civ. d. Genova, Vol. XII, p. 78.

Ders., 1881—1882, Intorno alla struttura e alle connessioni dei lobi olfattori negli Arthropodi superiori e nei Vertebrati. Reale Academia dei Lincei.

Ders., 1886, Intorno al ganglio ottico degli arthropodi superiori. Internation. Monatsschr. f. Anat. u. Histol., Bd. III, Heft 6.

BERGER, 1878, Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Arb. d. zool. Inst. Wien und Triest, Bd. I, p. 1—48; 5 Taf.

BERLESE, A,, 1905—1908, Gli Insetti, Vol. I.

BERNSTEIN, A., Die Beziehungen der Zentralorgane des Nervensystems zu den seelischen Tätigkeiten.

BETHE, A., 1895, Studien über das Zentralnervensystem von Carcinus maenas nebst Angaben. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIV.

Ders., 1897 und 1898, Studien über das Zentralnervensystem von Carcinus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. L und LI.

Ders,, 1897, Vergleichende Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems der Arthropoden. Aus d. physiol. Inst. d. Univ. Straßburg. Bonn.

Ders., 1898, Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Aus d. physiol. Inst. d. Univ. Straßburg. Bonn 1898.

Ders., 1900, Noch einmal über die psychischen Qualitäten der Ameisen. Bonn.

Ders., 1902, Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen. Biol. Zentralbl., Bd. XXII.

Ders., 1903, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems.

BINET, 1894, Contribution à l'étude du système nerveux sousintestinal des insectes. Journ. d'Anat. et Physiol. (DUVAL), Vol. XXX, p. 449—450. Paris.

BLANCHARD, EM., 1846, Recherches anatomiques et zoologiques sur les système nerveux des Animaux sans vertèbres. Du système nerveux des Insectes. Ann. d. Sc. nat., Sér. 3a, T. V.

Ders., 1858, Du grand sympathique chez les animaux articulés. Ann. d. Sc. nat., Sér. 4, T. X.

BÖRNER, 1903, Kritische Bemerkungen über einige vergleichend-morphologische Untersuchungen K. W. VERHOEFFS. Zool. Anz. 1903, Nr. 695/696, p. 290.

BÖRNER, KARL, 1906, Das System der Collembolen nebst Beschreibung. Mitt. nat. Mus. Hamburg, Jahrg. 23, p. 147—188.

BÖTTGER, O., 1910, Das Gehirn eines niederen Insekts (Lepisma saccharina L.). Jen. Zeitschr. f. Nat., p. 801—844; 2 Taf.

BOUVIER, M. E. L., 1893, HENRI VIALLANES, Sa vie et ses traveaux. Ann. d. Sc. nat., Sér. 7, T. XV.

BRANDT, J. F., 1835, Bemerkungen über die Mund-, Magen- oder Eingeweidenerven der Evertebraten. Mém. Acad. d. Sc. de St. Pétersbourg, T. III, 2 Part.

BRANDT, E., 1876, Anatomical and morphological researches on the nervous system of Hymenoptersus Insects. The Annals and Magazine of Natural History, Vol. XVIII, 4. Serie.

Ders., 1879, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Nervensystem der Käfer. Horae Societatis entomologicae rossicae, T. XV, St. Petersburg.

Ders., 1879, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Nervensystem der Hymenopteren. St. Petersburg.

BRUNNER V. WATTENWYL, C., 1882, Prodromus der europäischen Orthopteren. Leipzig.

BRUNTZ, L., 1904 und 1908, Les reins labiaux des Thysonoures. Anat. et Physiol. Arch. zool. expér. (4), T. II, p. 89—93.

BUGNION, E. und POPOFF, N., 1908, Le système nerveux et les organes sensoriels du Fulgore tacheté des Indes et de Ceylon (Fulgora maculata). Journ. f. Psychologie u. Neurologie, Bd. XIII, p. 326—354.

BURMEISTER, 1832, Handbuch der Entomologie. Berlin.

BUTTEL-REEPEN, H. v., 1900, Sind die Bienen Reflexmaschinen? Leipzig.

CARRIÈRE, JUSTUS, 1885, Die Sehorgane der Tiere, vergleichend-anatomisch dargestellt. München und Leipzig.

CUCCATI, J., 1888, Über die Organisation des Gehirns der Somomya erythrocephala.

DIETL, M. J., 1876, Die Organisation des Arthropodengehirns. Zeitschr. f. wiss. Zool., T. XXVII, p. 489; Taf. XXXVI—XXXVIII.

Ders., Untersuchungen über die Organisation des Gehirns wirbelloser Tiere. Sitzungsbericht d. Kgl. Akad. d. Wiss., Bd. LXXVII, I. Abt., Taf. I.

DIMMOCK, G., Curious habit of Forficula auricularia. Psyche, Bd. IV, Nr. 122/123.

DOHRN, H., 1863—1867, Versuch einer Monographie der Dermopteren. Stettiner Entomol. Zeitung, Bd. XXIV, 1863; Bd. XXV, 1864; Bd. XXVI, 1865; Bd. XXVIII, 1867.

DUJARDIN, 1850, Mémoire sur le système nerveux des Insectes. Ann. d. Sc. nat., Zool., Sér. 3, T. XIV, p. 185; Taf. IV.
ESCHERICH, K., 1899, Ameisenpsychologie. München.
Ders., 1906, Die Ameise. Schilderung ihrer Lebensweise. Braunschweig.
Ders., 1909, Die Termiten oder weißen Ameisen. Leipzig.
FABRE, 1879, Souvenirs entomologiques. Paris.
Ders., 1882, Nouveaux souvenirs ent.
FAIVRE, E., 1857, Du cerveau des Dytisques considéré en rapport avec la locomotion. Ann. d. Sc. nat., Zool., T. VIII.
Ders., 1858, Études sur la Physiologie des nerfs cranien chez le Dytisque. Ann. d. Sc. nat., Zool., Sér. 4, T. IX.
Ders., 1860, De l'influence du système nerveux sur la respiration des Dytisques. Ebenda, T. VIII.
Ders., 1862, Recherches sur les propriétés et les fonctions des nerfs et des muscles de la vie organique chez le Dytisque. Ebenda, T. XVII.
FISCHER, H., 1854, Orthoptera europaea. Leipzig.
FLÖGEL, J. H. L., 1878, Über den einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insektenordnungen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Suppl.-Bd. XXX.
FOREL, 1894, Gehirn und Seele. Bonn.
Ders., 1902, Die Eigentümlichkeiten des Geruchssinns bei den Insekten. Aus den Verhandl. d. V. Intern. Zoologenkongr. z. Berlin. August 1901.
Ders., 1901, Les sensations des insects. Como.
Ders., 1910, Das Sinnesleben der Insekten.
FRÖHLICH, C., 1903, Die Odonaten und Orthopteren Deutschlands. Jena.
GRABER, V., 1877, Die Insekten.
Ders., 1882 und 1883, Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör des Insekten. Arch. mikr. Anat., Bd. XX u. XXI.
GRASSI, B. e SANDIAS, 1893, Costituzione e sviluppo della società dei Termitidi osservazioni sui loro costumi. Catania.
HALLER, B., 1905, Über den allgemeinen Bauplan des Tracheaten syncerebrums. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., Bd. LXV, p. 181—279. Bonn.
Ders., 1908, Bemerkungen zu APATHYS Verwahrung im Zool. Anz., Bd. XXXII, Nr. 12/13. Anat. Anz., Bd. XXXII, p. 109—110, (Kontinuität des Nervensystems).
HAUSER, G., 1880, Physiologische und histologische Untersuchungen über das Geruchsorgan der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool.
HENNEGUY, F., 1903, Sur la multiplication des cellules ganglionnaires dans les centres nerveux chez les Insectes à l'état de larves et de nymphes. Bull. Sc. ent. France, p. 324—326.
Ders., 1904, Les insectes. Paris.
HEYMONS, R., 1893, Über die Entwicklung des Ohrwurmes (Forficula auricularia). Sitzungsber. d. Ges. Naturfr. Berlin, Nr. 5, p. 127—131,
Ders., 1894, Über die Fortpflanzung der Ohrwürmer. Sitzungsber. d. Ges. Naturfr. Berlin.
Ders., 1895, Die Embryonalentwicklung von Dermopteren und Orthopteren. 33 Fig., 12 Taf.

HOFER, B., 1887, Untersuchungen über den Bau der Speicheldrüsen und des dazu gehörenden Nervenapparats von Blatta. Nova Acta der K. Leop.-Carol. deutschen Akad. d. Naturfr., Bd. LI, Nr. 6.

HOFFMANN, R. W., 1904, Über den Ventraltubus von Tomocerus plumbeus L. und seine Beziehungen zu den großen unteren Kopfdrüsen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Collembolen. Zool. Anz., Bd. XXVIII.

Ders., 1908, Über die Morphologie und die Funktion der Kauwerkzeuge und über das Kopfnervensystem von Tomocerus plumbeus L. III. Beitrag zur Kenntnis der Collembolen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXXIX, p. 598—689; Taf. XXXVI—XL.

HOLSTE, GEORG, 1910, Das Nervensystem von Dytiscus marginalis L. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XCVI, p. 419—476; 12 Textfig.

JANET, CH., 1894, Sur les nerfs de l'antenne et les organes chordotonnaux chez les fournies. Paris.

Ders., 1899, Essai sur la constitution morphologique de la tête de l'insecte. Paris.

Ders., 1899, Sur les nerfs céphaliques, les corpora allata et le tentorium de la fourmi (Myrmica rubra). Extract des Mémoires de la Société Zoologique de France, Paris.

Ders., 1905, Anatomie de la tête du Lasius niger. Paris.

Ders., 1909, Sur la morphologie de l'insecte. Limoge.

JONESCU, C. N., 1909, Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene. Jen. Zeitschr. f. Nat., Bd. XLV, p. 111—180; 13 Textfig., 5 Taf.

KENYON, C. F., 1896, The brain of the Bee. The Journal of Comparative Neurology, Vol. VI.

Ders., The mearing and structure of the so-colled „Mush room Bodies" of the Hexapod brain. The American Naturalist, Vol. XXX.

Ders., 1897, The optic lobes of the Bee's brain in the light of recent neurological methods. The American Naturalist, Vol. XXXI.

KOLBE, H. J., 1893, Einführung in die Kenntnis der Insekten.

KRAUSE, A. H., 1907, Die antennalen Sinnesorgane der Ameisen. Jena.

LEYDIG, FR., 1864, Vom Bau des tierischen Körpers. Tafeln zur vergleichenden Anatomie. Tübingen.

LIÉNARD, VALÈRE, 1880, Recherches sur le système nerveux des Arthropodes. Constitution de l'anneau oesophagien. Arch. f. Biol., Bd. I, p. 381—391.

LUBBOCK, J., 1873, Monograph of the Collembola and Thysanura. London.

LUCAS, W. J., 1898, Note on the Life-history of Forficula auricularia. The Entomologist, Vol. XXXI, p. 138. June.

LYONET, P., 1762, Traité anat. de la chenille qui ronge le bois de saule. La Haye; Taf. XVIII, Fig. 1, 576 pp.

MEINERT, FR., 1863, Anatomia Forficularum. Kopenhagen.

MICHELS, 1880, Beschreibung des Nervensystems von Oryctes nasicornis im Larven-, Puppen- und Käferzustand. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXIV, p. 641; Taf. XXXIII—XXXVI.

Newton, E. F., 1879, On the brain of the Cockroach (Blatta orientalis). Quarterly Journal of micr. Science, T. XIX.

Oudemans, J. T., 1888, Beiträge zur Kenntnis der Thysanuren und Collembolen. Amsterdam.

Packard, 1880, The Brain of the Locust [Melanoplus femur rubrum]. Tractated from the second Report of the United States entomological commission, p. 223—242; Taf. IX—XV.

Ders., 1903, A textbook of Entomology.

Parker, G. H., 1897, The retina and optic ganglia in Decapods, especially in Astacus. Mitt. aus d. zool. Stat. z. Neapel, Bd. XII.

Pawlowna, 1895, Über ampullenartige Blutzirkulationsorgane im Kopf verschiedener Orthopteren. Zool. Anz., 18. Jahrg.

Pierantoni, Umb., 1900/1901, Contribuzione allo studio del sistema nervoso stomatogastrico degli Ortotteri saltatoris. Ausg. von N. v. Adelung. Zool. Zentralbl., 9. Jahrg., Nr. 23, p. 739—740.

Quénot, L.,, Études physiologiques sur les Orthoptères. Arch. Biol., T. XIV.

Rabl-Rückhardt, 1875, Studien über Insektengehirne. Arch. f. Anat. u. Phys. (Reichert und du Bois-Reymond).

Redtenbecher, J., 1900, Die Dermatopteren und Orthopteren von Österreich-Ungarn und Deutschland. Wien.

Retzius, 1890—1895, Zur Kenntnis des Nervensystems der Crustaceen. Biologische Untersuchungen, Nr. 1—5.

Röhler, E., 1905, Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Insekten. Zool. Jahrb., Bd. XXII, Heft 2.

Rudow, F., 1873, Systematische Übersicht der Orthopteren Nord- und Mitteldeutschlands. Zeitschr. f. d. ges. Naturw., Bd. XLII.

Rühl, Fr., Zur Biologie der Forficula-Arten. Mitt. d. Schweizer ent. Ges., Bd. VII.

Ruland, 1888, Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane bei Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVI.

Saint-Remy, 1890, Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes tracheates. Arch. d. Zool. exp. et gén., 2. Sér., T. V.

Schäffer, Cäsar, 1896, Die Collembola der Umgebung von Hamburg und benachbarter Gebiete. Jahrb. der Hamburger wiss. Anstalten. Mitt. a. d. Naturhist. Mus., XIII.

Schenk, Otto, 1903, Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren mit besonderer Berücksichtigung der sexuellen Unterschiede. Zool. Jahrb., Abt. Morph., Bd. XVII, p. 573—618.

Schleip, Waldemar, 1910, Der Farbwechsel von Dixippus morosus. Zool. Jahrb. 1910, Bd. XXX.

Schröder, Chr., 1912, Handbuch der Entomologie. Leipzig.

Schwartz, M., 1908, Über den Schaden und Nutzen des Ohrwurmes (Forficula auricularia). Arb. biol. Abt., Gesundh.-Amt Berlin, Bd. VI, p. 487—492.

De Sinéty, R., 1901, Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. Liège.

STRAUS-DÜRKHEIM, J. H., 1828, Considérations général sur l'anatomie comparée des animaux articulés aux quelles on a joint l'anatomie descriptive du Melolontha vulgaris. (Hanneton.)

THÜMPEL, R., 1901, Die Gradflügler Mitteleuropas. Eisenach.

VERHÖFF, K. W., 1905, Über vergleichende Morphologie des Kopfes niederer Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Dermapteren und Thysanuren, nebst biol.-physiol. Beiträgen. Nov. Act. Acad. Leop.-Carol. Halle, Bd. LXXXIV, p. 1—144.

Ders., 1902, Über die Nerven des Metacephalsegments und die Insektenordnung Oothekaria. Zool. Anz., Bd. XXVI, Nr. 685, p. 20—31.

VIALLANES, M. H., 1886, Sur la structure du cerveau des Hymenoptères. Bull. Sc. phil., 27. février.

Ders., 1886, Le cerveau de la guèpe (Vespa crabro, V. vulgaris). Ann. d. Sc. nat., Zool., 7. Sér., T. II.

Ders., 1886, Sur la structure interne du cerveau de la Guèpe. Assoc. franç., Nancy.

Ders., 1886, Sur la structure de la substance ponctuée des Insects. Bull. Sc. phil. de Paris.

Ders., 1886, La morphologie du squelette céphalique des Insectes. Bull. Sc. phil. de Paris.

Ders., 1887, Études hist. et org. sur les centres nerveux. V. Mem.: Le cerveau du Criquet (Oedipoda coerulescens et Caloptenus italicus). Ann. d. Sc. nat., Zool., 7. Sér., T. II, IV, p. 1—120.

Ders., 1887, La Structure du cerveau des Orthoptères. Bull. Sc. phil. de Paris, 7. Sér., T. XI, p. 119—126. 12. février.

Ders., 1893, Études histologiques et organologiques sur les organes de sens des animaux articulés. Ann. d. Sc. nat. Paris.

Ders., Le ganglion optique de la Libellule. Ann. d. Sc. nat., Zool., 6. Sér., T. XVIII.

Ders., Système nerveux des Articulés. Ann. d. Sc. nat., Zool., 7. Sér., T. XIV.

Ders., Le ganglion optique de quelques larves de Diptères. Ann. d. Sc. nat., Zool., 6. Sér., T. XIX.

VOSSELER, JUL., 1890, Die Stinkdrüsen der Forficuliden. Arch. f. wiss. Anat., Bd. XXXVI, p. 565—578; 1 Taf.

WASMANN, E., 1909, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Stuttgart. 2. Aufl.

WILLEM, VICTOR, 1899—1900, Recherches sur les Collemboles et les Thysanures. Mémoires couronnées et Mémoires des Savants étrangers publ. par l'Acad. Roy. d. Sc., d. lett. et d. beaux-arts d. Belgique, T. LVIII.

Ders., 1897, Les yeux et les organes postantennaires des Collemboles. Ann. d. la Sc. ent. d. Belgique, T. XLI. Brüssel.

ZIEGLER, H. E., 1902, Über den Begriff des Instinktes. Verhandl. d. deutschen zool. Ges.

Ders., 1904, Der Begriff des Instinktes einst und jetzt. Jena. 2. Aufl. 1910.

Ders., 1912, Die Gehirne der Insekten. Naturw. Wochenschr., Bd. XI.

Erklärung der Abbildungen.

Zeichenerklärung (s. auch p. 165).

Ast wi Astwinkel (nach FLÖGEL) = Stelle der Abzweigung der Wurzeln von den Stämmen.
Au Auge.
Au Pi Außenpilz.
Au Stb Außenstab.
Au Sti Außenstiel.
Au Za Außenzapfen.
äu Kr äußere Kreuzung.
au Scha äußere Schale (des Zentralkörpers).
äu Se Ma äußere Sehmasse.
A z Scha Ast (des Geißelnerven) zum Schaftmuskel des Fühlers.
Ba Lä Ballenläppchen des Dritthirns („lobe glomérulé — VIALLANES).
Bau Ko Bauchkonnektiv.
Bau ma Bauchmark.
Bli Sa paariger Saugblindsack der Mundhöhlendecke.
Br hi H hintere Brücke (Kommissur) der Hauptlappen.
Br un H untere Brücke der Hauptlappen.
Br ob H obere Brücke der Hauptlappen.
Br H N Brücke zwischen Haupt- und Nebenlappen.
Br H M Brücke zwischen Hauptlappen und Mittelstück.
Br H Z Brücke zwischen Hauptlappen und Zentralkörper.
Br me H P mediale Brücke zwischen Hauptlappen und Pilzen.
Br la H P laterale Brücke zwischen Hauptlappen und Pilzen.
Br H in Sm Brücke zwischen Hauptlappen und innerer Sehmasse.
Br H mi Sm Brücke zwischen Hauptlappen und mittlerer Sehmasse.
Br H Ri Brücke zwischen Hauptlappen und Riechlappen („Riechstrang").
Br vo N vordere Brücke der Nebenlappen unter sich.
Br hi NZ hintere Brücke der Nebenlappen unter sich und zum Zentralkörper.
Br N Ri Brücke zwischen Neben- und Riechlappen.
Br N Za Brücke zwischen Nebenlappen und Zapfen.
Br Ri Brücke der Riechlappen unter sich.
Br Dr Brücke der Dritthirnhälften unter sich.
Br P Z Brücke zwischen Zentralkörper und Pilz.
Br qu eine Faserbrücke, quer getroffen.
Bru Drü Brustdrüsen.
1.—3. Br Ga 1.—3. Brustganglion.
Ch Chitin.
Dr Hi Dritthirn (Tritocerebrum) [*ob E* = oberes Ende].
Dr Ne Dritthirnnerv.
Drü Drüsenmasse.
Drü Gg Drüsengang.
e con „éminance conique" (BUGNION 1908) (= Dritthirn = Tritocerebrum?).
E Hi Ersthirn (Protocerebrum).

E Hi La Ersthirnlappen.
E Hi Ze Ganglienzellbelag des Ersthirns.
Ei Einströmung.
Ei Hi Pi Ze Einströmung der Hinterpilzzellen.
Ei Zwi hi Ze Einströmung der Zwischenhirnzellen (der Pars intercerebralis).
Fa Bä Faserbällchen (Glomeruli).
fa Bli fadenförmiger Blindsack der Unterlippendrüse.
Fa Ho Faserhof (des Zentralkörpers).
Fa Pf Faserpforte (= Einströmungsstelle).
Fe Fettkörper.
Fu Fuß.
Fü Fühler (Antenne).
Fü Ne I Nerv des 1. (inneren) Fühlers bei Krustern.
Fü Ne II Nerv des 2. (äußeren) Fühlers bei Krustern.
Ga Ganglion.
g b „ganglion buccal" (BUGNION 1908) (wohl nicht das gebräuchliche Bukkalganglion, sondern das Unterschlundganglion).
Gei Ne Geißelnerv des Fühlers (motorisch).
Gf Tr Ga Gefäßtracheenganglion.
Gf Tr Ne Gefäßtracheennerv (paariger Eingeweidenerv).
g i a „ganglion sus-intestinal antérieur" (BUGNION 1908) (= Gefäßganglion?).
g i p „ganglion sus-intestinal postérieur" (BUGNION 1908) (= Tracheenganglion?).
h hinten.
Ha La Hauptlappen (des Ersthirns).
hi Ao Dr hintere Aorta„drüsen".
Hi Br Hirnbrücke.
Hi Hi Kn unpaarer Hinterhirnknoten (ganglion hypocerebrale oder occipitale).
Hi Ht Hirnhaut (Neurilemm).
Hi Ko Dr Hinterkopfdrüse.
hi Mu Hö Ne hinterer Mundhöhlennerv.
Hi Pi Ze Hinterpilzzellen.
hi Tent Ne hinterer Tentoriumnerv (von Tomocerus).
Ho Zy lockerer Hohlzylinder in der Achse des Riechlappens (nur bei Heuschrecken — VIALLANES).
Hy Hypodermis.
inn Kr innere Kreuzung.
Inn Pi Innenpilz.
inn Scha innere Schale des Zentralkörpers.
inn Se Ma innere Sehmasse.
inn Sk inneres Chitinskelett des Kopfes.
Inn Stb Innenstab (der inneren Wurzeln).
Inn Sti Innenstiel (vom medialen Teilpilz).
inn Wu innere Wurzel (der Pilzstiele).
Inn Za Innenzapfen (Zapfen der inneren Wurzeln).
Kn Z Knollen des Zentralkörpers.

Ko Ao Kopfaorta.
Ko Ao Mü Mündung der Kopfaorta unter dem Gehirn.
Ko-Bru Grenze zwischen Kopf und Brust.
Ko De dorsale Decke der Kopfkapsel.
Kon Konnektive.
Kon Br Ne Konnektivbrustnerv (oder Brustkonnektivnerv).
Kon Mu Hö Ne Konnektivmundhöhlennerv (oder Mundhöhlenkonnektivnerv.
La Ga „Labiumganglion" [nach R. W. HOFFMANN 1908] bei Tomocerus plumbeus (nicht zu verwechseln mit dem Unterlippenganglion des Unterschlundganglions).
La fr Ne Labrofrontalnerv.
Lä Fu Längsfurche zwischen den Hirnhälften.
Ma Magen.
Mi Mittelstück der Nebenlappen.
mi Kr mittlere Kreuzung.
mi Mu Hö Ne mittlerer Mundhöhlennerv (Ast vom Oberkiefernerven).
mi Se Ma mittlere Sehmasse.
Mu Muskel.
Mü Mündung.
Mu Hö Mundhöhle.
Mu We Mundwerkzeuge.
Ne Nerv.
Ne La Nebenlappen.
Ne Ri Ma Nebenriechmasse.
o oben.
Ob Ki Oberkiefer (Mandibel).
Ob Ki Ga Oberkieferganglion.
Ob Ki Ne Oberkiefernerv.
Ob Ki Mu Ne Oberkiefermuskelnerv.
Ob Li Oberlippe (Labrum).
Ob Li Ga Oberlippenganglion (nur bei Tomocerus) [nach HOFFMANN 1908].
Ob Li Ne Oberlippennerv.
ob Pi oberer Pilz.
ob rü Wu obere rückläufige Wurzel.
ob Stu oberer Stumpf der inneren Wurzel (nur bei Dixippus).
oc ant „nerf ocello-antennaire" (BUGNION 1908) der Leuchtzirpe (es wäre einzigartig, daß sich der — sonst protozerebrale — Punktaugennerv mit dem deutozerebralen Riechnerv verbindet).
Pi Pilz.
Pi Bä Pilzbällchen (Glomeruli).
Pi Ze Pilzzellen.
Pu Au Punktauge.
Pu Au Ne Punktaugennerv.
Ri Bä Riechbällchen (Glomeruli).
Ri La Riechlappen (Lobus olfactorius).
Ri Lä Riechläppchen (akzessorischer Lobus olfactorius) [der Nebenriechmasse?].

Ri Ne Riechnerven.
Ri Str Riechstrang.
Ri Ze Riesenzellen.
rü Wu rückläufige Wurzel.
Scha Mu Schaftmuskeln.
Scha Ne Schaftnerv des Fühlers (motorisch).
Schl Schlund (Ösophagus).
Schl Dr Schlunddrüse.
Schl Kon Schlundkonnektiv.
Schl Kpf Schlundkopf (Pharynx).
Schl Ma Ne Schlundmagennerv („Nervus recurrens").
Schl Öff Ne „Nerv des unteren Schlundöffners — JANET (aus der Dritthirnbrücke).
Segm Segmentgrenze des Unterschlundganglions (Tomocerus).
Sei Ko Dr. Seitenkopfdrüse.
Sei Ko Dr Mü Mündung der Seitenkopfdrüse.
Se La Sehlappen (Lobus opticus).
Se Ne Sehnerv.
Sg Mu Saugmuskel.
Spa E Z Spaltfurche zwischen Erst- und Zweithirn.
Spa H N Spaltfurche zwischen Haupt- und Nebenlappen.
Spa Pi Spaltfurche der Pilze.
Spe Dr Ne Speicheldrüsennerv.
Sti Stiel (der Pilze).
Sti Ga Stirnganglion (Frontalganglion).
Sti Kon Stirnkonnektiv („Frontalnerv).
Stmm Stamm (der Pilzstiele).
su Bü Sch subretinale Bündelschicht.
Tent Tentorium.
tho ab Ga Thorako-abdominalganglion.
Töm Ne Nerv zum Tömesvaryschen Organ („weißen Fleck").
Tr Trachea.
u unten.
U Ga Unterschlundganglion.
U Ki Unterkiefer (I. Maxille).
U Ki Ga Unterkieferganglion.
U Ki Mu Ne Unterkiefermuskelnerv.
U Ki Ne Unterkiefernerv.
U Kom Unterschlundkommissuren (des Dritthirns) [= *Br Dr*].
U Li Unterlippe (Labium, II. Maxillen).
U Li Dr Unterlippendrüse.
U Li Ga Unterlippenganglion.
U Li Ne Unterlippennerv.
un rü Sti unterer rückläufiger Stiel.
Un Sti unterer Stiel.
un Stu unterer Stumpf der inneren Wurzel (bisher nur bei Dixippus).
U Pi unterer Pilz.
v vorn.
vo Ao Dr vordere Aorta„drüsen".

vo Mu Hö Ne vorderer Mundhöhlennerv.

Vschm E Z Verschmelzung zwischen Ersthirn und Zweithirn.

„ *H inn Sm* Verschmelzung zwischen Haupt- und innerer Sehmasse.

„ *H N* Verschmelzung zwischen Haupt- und Nebenlappen.

„ *Mi N* Verschmelzung zwischen Mittelstück und Nebenlappen.

„ *Mi Ric* Verschmelzung zwischen Mittelstück und Riechlappen (eventuell auch Dritthirn).

„ *ob H* obere Verschmelzung der Hauptlappen (Protocerebralloben).

„ *un H* obere Verschmelzung der Hauptlappen.

x isoliertes Riechbällchen (medial am Riechlappen, oberhalb und vorwärts vom Dritthirn) (Taf. XIII).

y hinteres medianes Gebilde des Termitenhirns, vielleicht die Endigung des unteren rückläufigen Stiels.

Za Zapfen (der inneren Wurzeln).

Ze Ganglienzellen.

Ze do Dr Hi dorsale Zellgruppe des Dritthirns.

Ze E inn Sm Zellen zwischen Ersthirn (Protocerebrum) und innerer Sehmasse.

Ze inn Sm Pi gewöhnliche Ganglienzellen zwischen innerer Sehmasse und Pilz.

Ze Kö Zentralkörper.

Ze la Dr Hi laterale Zellgruppe des Dritthirns (Tritocerebrums).

Ze la Zw Hi laterale Zellgruppe des Zweithirns (Deuterocerebrums).

Ze me Zw Hi mediane Zellgruppe des Zweithirns.

Ze Pi H gewöhnliche Ganglienzellen zwischen Pilzhut und Hauptlappen.

Ze Se La Zellen des Sehlappens.

Ze Sp E Z Zellbelag im „tiefen Spalt“ zwischen Erst- und Zweithirn.

Zpf „Zapfen, der vom hinteren Teil des oberen Zentralorgans zu dem periösophagealen Gefäß herabsteigt“ (R. W. Hoffmann 1908, a. a. O. p. 689).

Zw Hi Zweithirn (Deuterocerebrum).

Zwi hi Ze Zwischenhirnzellen (pars intercerebralis).

Tafelfiguren[1]).

Tafel IX.

Fig. 1—7. Forficula auricularia L. ♂ Imago. **Horizontalschnittreihe.** (Richtung D auf Fig. 32). 1 höchster, 7 tiefster Schnitt; unten ist rostral. Vergr. 1 : 72.

Fig. 1. Stiele: rückläufige Wurzeln des Außen- und Innenstiels längs, des unteren Stiels quer. Obere Faserbrücke der Hauptlappen.

Fig. 2/3. Stiele: innere Wurzeln des Außen-, Innen- und unteren Stiels längs; Innen- und Außenstäbe quer; Innen- und Außenzapfen. Unterer Stiel blind endigend. Äußere Zentralkörperschale. Obere Pilze. Riechlappen.

Fig. 4. Stiele: Abzweigung der Innen- und Außenstäbe. Innere Zentralkörperschale. Hintere Faserbrücke der Nebenlappen.

1) Zellrinde blau; Pilzzellen dunkler; Fasermasse rötlich; Innenstiel dunkelrot; Außenstiel graurot; unterer Stiel grau.

Fig. 5. Außen- und Innenpilz. Anfänge der Stämme von Außen-, Innen- und unterem Stiel. Außen- und Innenstäbe (unteres Ende) quer. Riechstrang.

Fig. 6. Unterer Pilz mit Faserbällchen. Hirnbrücke. Verschmelzung von Ersthirn und innerer Sehmasse. Faserbrücke der Riechlappen. Stirnganglion mit zwei Konnektiven und Schlundmagennerv.

Fig. 7. Ersthirn unten gestreift. Nebenriechmasse. Riechnerv. Dritthirn mit Stirnkonnektiven. Mittlere und innere Sehmasse des Sehlappens. Direkte Faserbrücke der mittleren Sehmasse. Schlundmagennerv.

Fig. 8. Forficula auricularia L. ♂ Imago. Gemeinsame Zellgruppe von Zweit- und Dritthirn. **Horizontalschnitt** (Richtung B auf Fig. 32). Ausschnitt. Der Schnitt liegt unmittelbar unter dem in Fig. 30 abgebildeten. Nebenriechmasse. Laterale Zellgruppe des Zweithirns. Zwei Fühlernerven. Dritthirn: Oberlippennerv, Abgang des Stirnkonnektivs, rostrale Zellgruppe des Zweithirns, die mit der lateralen des Dritthirns vereinigt ist. Einströmungen. Vergr. 1 : 107.

Fig. 9—12. Forficula auricularia L. ♂ Imago. **Sagittalschnitte** (ganz wenig von der Sagittalebene abweichend). 9 ist am meisten seitlich, 11 liegt wenig vor der Medianebene, 12 jenseits derselben; rechts ist rostral. Vergr. 1 : 78.

Fig. 9. Ersthirn. Zweithirn: Riechlappen und Nebenriechmasse. Pilzzellen. Rostrale Zellgruppe des Zweithirns. Die tiefe Spaltfurche zwischen Erst- und Zweithirn.

Fig. 10. Außenpilz und unterer Pilz. Erst-, Zweit- und Dritthirn ventral verschmolzen. Riechlappen kleiner, vielleicht mit „Riechläppchen" („accessoire" — VIALLANES: zur Nebenriechmasse gehörigen Faserbällchen. Dorsaler Ast des Labrofrontalnerven. Spaltfurche kleiner. Dorsale Zellgruppe des Dritthirns.

Fig. 11. Oberschlundganglion: obere Pilze. Stiele: Außenstiel Stamm quer, ebenso der Stamm des Innenstiels; rückläufige Wurzel: unterer Stiel längs, Innenstiel Ende längs gestreift. Zweithirn: Nebenriechmasse erscheint nicht abgesetzt, sondern unmittelbare Verschmelzung von Erst- und Dritthirn. Hinterpilzzellen mit Einströmung (Riechstrang). „Wurzelgeflecht". — Dorsale Zellgruppe des Dritthirns im Zusammenhang mit der medialen des Riechlappens. Schlundkonnektiv. Drei Ganglien im Unterschlundganglion. Stirnkonnektiv quer. Mundhöhle mit dorsalem Blindsack und dessen Rückziehern. Schlunddrüse.

Fig. 12. Innenpilz und unterer Pilz. Stiele: Außenstiel: rückläufige Wurzel längs; Innenstiel: Stamm und rückläufige Wurzel je längs; unterer Stiel: rückläufige Wurzel längs. Nebenriechmasse. Hinterpilzzellen. Ausläufer der Zellgruppe der Spaltfurche. Rostrale Gruppe des Zweithirns.

Fig. 29. Die **Pilze** des Ohrwurmgehirns, von vorn und oben. Körperliche Rekonstruktion. Schematisch. (Die mediane Verzweigung ist im Interesse der Deutlichkeit perspektivisch verzerrt, — das Ganze etwas in die Breite gezogen.) Oben ist kaudal.

Fig. 29a. Querschnitte der Pilzstiele, um deren gegenseitige Lagerung und Dicke zu zeigen. *a*, *b*, *c* Vergr. 1 : 180; *c*, *d* Vergr. 1 : 195. Schnittstellen s. Fig. 29.

Fig. 30. Dixippus morosus ♀. **Pilz** der rechten Seite von innen körperlich, schematisch; links ist rostral.

Fig. 31. Die **Verschiedenwertigkeit** der Pilzstiele von Ohrwurm und Biene. Schemata. — *A*. Apis (nach den Angaben KENYONS): Stämme rein, Wurzeln gemischt. Kreuzung. — *B*. Forficula: Stämme rein, Wurzeln auch rein, keine Kreuzung.

Fig. 32. Forficula aur. L. ♂. Kopf mit eingezeichnetem Gehirn. Seitenansicht, um die „**Horizontal-** und **Querschnittrichtungen**" genauer zu zeigen. Man vergleiche die Figuren:

Richtung	A	s. Textfig. 2—4
„	B	s. Fig. 33—38, Taf. XI—XIII
„	C	s. Textfig. 5
„	D	s. Fig. 1—7, Taf. IX
„	E	s. Textfig. 26
„	F	s. Fig. 27, Taf. X
„	G	s. Fig. 13—26, Taf. X
„	H	s. Fig. 26, Taf. X.

Tafel X.

Fig. 13—26. Forficula auricularia L. ♂ Imago. **Querschnittreihe.** (Fig. 13: Vergr. 1 : 56). Schnittebene hinten etwas rückwärts geneigt. (Richtung G in Fig. 32.) 13 ist der vorderste, 27 der hinterste Schnitt; oben ist dorsal. Vergr. 1 : 44.

Fig. 13. Kombination. Riechlappen und Nebenriechmasse. Querbrücke der Riechlappen. Dritthirn mit zwei Unterschlundkommissuren. Zellen: laterale Gruppe des Riechlappens; mediale desselben, zugleich dorsale des Dritthirns; laterale Gruppe des letzteren. Zwei Riechnerven. Geißelnerv mit Ast zu den Schaftmuskeln. Schaftnerv aus Nebenriechmasse. Stirnganglion mit Schlundmagennerv (quer) und Seitennervchen, die vielleicht die Verbindung mit dem paarigen Sympathikus herstellen. Oberkiefernerven. Schlund. Kopfgerüst. Schlunddrüse. Seitenkopfdrüse. Vergr. 1 : 56.

Fig. 14. Riechlappen: hinteres Ende. Unterer Stiel: Verzweigung in innere Wurzel und rückläufige Wurzel (tangential). Innenstiel gestreift.

Fig. 15. Außenstiel: innere Wurzel gestreift. Innenstiel: Astwinkel und innere Wurzel tangential, Innenstäbe gestreift. Unterer Stiel: innere Wurzel tangential; Stamm quer, rückläufige Wurzel: Ende quer. Schlundmagennerv. Kopfgerüst.

Fig. 16. Außenstiel: Astwinkel und innere Wurzel längs. Innenstiel: Stamm und rückläufige Wurzel quer, innere Wurzel und Innenstäbe längs. Unterer Stiel: Stamm quer.

Fig. 17. Ähnlich wie 16, aber: auch Stamm und rückläufige Wurzel des Außenstiels quer.

Fig. 18. Stämme dreiteilig; rückläufige Wurzeln zweiteilig. Außenstäbe und Außenzapfen.

Fig. 19. Sehlappen längs gestreift.

Fig. 20. Ende der Außen- und Innenzapfen über der inneren Zentralkörperschale. Paarige Eingeweidenerven. Mittlere und innere Sehmasse.

Fig. 21. Ende der rückläufigen Wurzeln. Äußere Sehmasse. Bündel zwischen innerer und mittlerer Sehmasse. Seitenkopfdrüse.

Fig. 22. Direktes Bündel zwischen mittlerer Sehmasse und Hauptlappen. Äußere Kreuzung. Riesenzelle.

Fig. 23. Zentralkörper. Mittlere Kreuzung. Riesenzellen.

Fig. 24. Subretinale Bündelschicht. Kopfaorta. Unterschlundganglion mit Konnektiven, Ast des Oberkiefernerven zur Muskulatur. Unterkiefernerv. Seitenkopfdrüse mit Mündung.

Fig. 25. Hirnbrücke. Konnektive mit zentralem Strang.

Fig. 26. Andere Querschnittserie etwas schiefer (Richtung H in Fig. 32). Außen-, Innen- und unterer Pilz je mit Faserbällchen und zentraler Röhre.

Fig. 27. Forficula auricularia ♂ Nymphe. **Querschnitt** des Gehirns (Richtung F in Fig. 32). Innere Wurzeln. Außenstäbe.

Fig. 28. Das **Dritthirn bei Krebsen und Insekten**: Schemata. Dritthirn mit Antennarius II, Unterschlundkommissur, Stirnkonnektiv und Stirnganglion: rot. *A* nach CUNNINGTON 1902, *C—E* nach LIÉNARD u. v. a. — *A*. Phyllopoden (Simocephalus sima): Dritthirn unterhalb des Schlundes, ebenso dessen doppelte Kommissur. Stirnkonnektiv umgreift den Schlund. „Schlundkonnektiv" zwischen Zweit- und Dritthirn. Mundwerkzeugganglien getrennt. — *B* Forficula auricularia L.: Dermapteren. Dritthirn oberhalb des Schlundes, daher umgreift jetzt das Stirnkonnektiv den Schlund nicht mehr, dafür die Kommissuren. Kommissuren doppelt und unselbständig. Schlundkonnektive zwischen Dritthirn und Unterschlundganglion. Mundwerkzeugganglien verschmolzen. — *C*. Odonaten (nach den Angaben von LIÉNARD). Unterschlundkommissur einfach. Unterschlundganglion nahe an diese herangerückt. — *D*. Hymenopteren: Dritthirn rückgebildet. Unterschlundganglion ganz ans Oberschlundganglion herangerückt. Schlundkonnektive und Unterschlundkommissur einbezogen. — *E*. Cossus-Raupe (ähnlich auch Acridier (Oedipoda — VIALLANES), Locustiden (Caloptenus femur rubr. — PACKARD) und Phasmiden (Dixippus): Unterschlundkommissur einfach und selbständig.

Fig. 29—32 siehe vorne bei Tafel IX.

Tafel XI.

Fig. 33—38. Forficula auricularia L. ♂ Imago. **Horizontalschnittserie.** (Richtung B auf Fig. 32.) Vergr. 1 : 180.

Fig. 33. Ersthirn: Hauptlappen und Nebenlappen; obere Pilzhüte (verschmolzen); drei Pilzstiele: Stämme, innere Wurzeln (zwei davon je mit „Stäben" und „Zapfen"); Außenschale des Zentralkörpers. Zweithirn: Riechlappen mit Riechbällchen und Brücke zum Nebenlappen. Verschiedene Faserbrücken und Zellgruppen. Stirnganglion weit hinten.

Fig. 34. Neu: Ersthirn: Mittelstück; Innenschale des Zentralkörpers.

Fig. 35. Neu: Ersthirn: Haupt- und Nebenlappen verschmolzen; Übergang der zwei oberen Pilze in ihre Stiele; unteres Ende der inneren Wurzeln. Schlundmagennerv (= Recurrens).

Tafel XII.

Fig. 36. Neu: Ersthirn: untere mediane Verschmelzung der Hauptlappen jeder Seite; unterer Pilz; links der Innenpilz noch gestreift; Hirnbrücke; innere und mittlere Sehmasse des Sehlappens. Zweithirn: Nebenriechmasse; Ursprung der Riechnerven. Dritthirn: Abgang des Stirnkonnektivs und der Oberlippennerven. Schlund.

Fig. 37. Neu: Ersthirn: Hauptlappen und unterer Pilz verschwinden oben. Unteres Ende der Hirnbrücke; mittlere und äußere Sehmasse.

Fig. 38. Neu: Ersthirn: nur noch unteres Ende der Pilzzellen; zwei Sehmassen. Dritthirn: Übergang in die Schlundkonnektive. Oberes Ende der Schlunddrüse.

Fig. 39. Dixippus morosus (indische Stabheuschrecke, Phasmide). **Sagittalschnitt.** Photo, retuschiert: einfacher Pilz; abgesetztes Dritthirn; Dritthirnkommissur. Vergr. 1 : 45.

Fig. 40. Forficula auricularia ♂ Imago; **Lage im Kopf**; Horizontalschnitt (Richtung B auf Fig. 32); Photo, retuschiert. Vergr. 1 : 45.

Taf. XIII.

Forficula auricularia L. ♂ Imago. **Horizontalschnitt.** (Richtung B auf Fig. 32). Der Schnitt liegt zwischen den beiden Schnitten, die in Fig. 34 und 35 abgebildet sind. Obere Pilze mit Faserbällchen und Einströmungen; Pilzzellen (Größe, Schichtzahl); Pilzstiele dreiteilig; grobfaserig; ihre medianen Enden („Stäbe") tief getroffen; Zentralkörper zweischalig, mit Faserhof, an seinem linken Rand „Glia"zellen; Haupt- und Nebenlappen des Ersthirns verschmolzen; Verschmelzung zwischen Hauptlappen und innerer Sehmasse (tangenital); Mittelstück der Nebenlappen, verschmolzen mit dem Riechlappen bzw. der Nebenriechmasse; oberer Anfang des Dritthirns; Riechbällchen des Riechlappens; Zwischenhirnzellen mit Riesenzelle; oberste Zellen des Sehlappens (klein!); Zellen des tiefen seitlichen Spalts zwischen Ersthirn und Zweithirn mit Einströmung in den Nebenlappen; mediale Zellgruppe des Riechlappens (unterstes Ende) und vordere Zellgruppe desselben. Faserbrücken: 1. zwischen Pilz und Hauptlappen (vielleicht zum Sehlappen); 2. zwischen Haupt- und Nebenlappen; 3. „Riechstrang" zwischen Riechlappen und Hauptlappen („Kreuzung mit dem vorigen"); 4. „hintere Brücke der Nebenlappen" (angeschnitten); 5. hintere Brücke zwischen den Hauptlappen. — Verschmelzungen: 1. Haupt- und Nebenlappen; 2. Mittelstück und Nebenriechmasse; 3. Hauptlappen — Sehlappen. — Tracheen innerhalb der Fasermasse. Neurilemm.

Inhaltsverzeichnis am Anfang! Als Nachschlageregister die synonymische Tabelle p. 165!

Abdominale Duftorgane bei weiblichen Schmetterlingen.

Von

Ernst Urbahn, Zehdenick i. d. Mark.

Mit Tafel XIV—XV und 26 Figuren im Text.

Einleitung.

Wer sich einmal in seinem Leben intensiver mit dem Sammeln von Schmetterlingen beschäftigt hat, dem ist es eine bekannte Erscheinung, daß bei vielen Arten die weiblichen Falter ihre Männchen oft in großer Zahl und auf ganz unglaublich weite Entfernungen hin anzulocken wissen. Namentlich die Weibchen der Schwärmer und vieler Spinner leisten darin Außerordentliches. So berichtet SEITZ (39), daß „viele Bombyciden, welche absolut nur im Walde leben, zahlreich in die Stadt geflogen kommen und sich vor den Fenstern schaaren, hinter denen ein Weibchen gezüchtet wurde. Um ein einziges Weibchen von Cossus robiniae sah BRUCE 70 Männchen schwärmen", und STANDFUSS (46) lockte in der Nähe von Zürich mit einem Saturnia pavonia-Weibchen in einer Zeit von 10½ Uhr vormittags bis 5 Uhr nachmittags 127 männliche Falter an, obgleich das kleine Nachtpfauenauge in jener Gegend nicht häufig ist. Einen ganz interessanten Fall konnte ich selber vor einigen Jahren beobachten: Als ich da eines Tages mein nach dem Garten hinaus gelegenes Zimmer betrat, schwirrten darin nicht weniger als 17 Männchen von Lymantria dispar L. in aufgeregtem Flug umher, und fortwährend drangen durch das geöffnete Fenster noch neue Falter ein, die schließlich alle immer wieder und wieder nach einem der dort aufgestellten Raupenzuchtkästen hinstrebten. Zuerst war mir dieses Benehmen rätselhaft, aber nach längerem Suchen entdeckte ich endlich in einer Ecke des Puppenbehälters ganz versteckt ein verkrüppeltes, frischgeschlüpftes Dispar-Weibchen, das ich bisher übersehen hatte und das auch von außen durch das Drahtgitter des Kastens absolut nicht zu erblicken war. Die Männchen

konnten also unmöglich das weibliche Tier schon von weitem gesehen haben und dadurch eins nach dem andern in das Zimmer gelockt worden sein. Wie aber war es denkbar, daß sie ihm trotzdem auf die Spur gekommen waren? — Es blieb zur Erklärung nur übrig, daß von dem Weibchen ein ganz unmerklicher Lockduft ausgegangen sein mußte, den alle in der Nähe befindlichen Männchen durch einen äußerst fein ausgebildeten und hochentwickelten Geruchssinn wahrgenommen hatten. Tatsächlich kennt man nun auch schon seit längerer Zeit diese empfindlichen Geruchsorgane der männlichen Falter und weiß, daß sie in winzigen Riechkegeln bestehen, die auf den Fühlern der Männchen angebracht sind. Dagegen war es von den meisten weiblichen Faltern bis vor kurzem noch völlig unbekannt, welche Organe bei ihnen zur Absonderung und Entsendung jenes feinen Duftstoffes ausgebildet sind, den man unbedingt annehmen muß. Man erging sich darüber meistenteils nur in ganz allgemeinen Vermutungen. Erst in neuester Zeit (1908) hat uns H. H. FREILING näheren Aufschluß über diese interessante Frage gegeben und in einer Dissertation über „die Duftorgane weiblicher Schmetterlinge . . .“ eine Anzahl von Faltern beschrieben, bei denen die Weibchen besondere Drüseneinrichtungen besitzen, die jedenfalls als Duftapparate gedeutet werden müssen. Auf diese FREILINGsche Arbeit (11), die auch eine Anzahl vorzüglicher Abbildungen der weiblichen Duftorgane enthält, muß ich daher von vornherein ganz besonders hinweisen und werde im folgenden noch wiederholt auf sie zurückkommen.

In seiner Einleitung führt FREILING diejenigen Stellen in der gesamten einschlägigen Literatur an, die sich mit den Dufteinrichtungen weiblicher Schmetterlinge beschäftigen; und zwar hat er nur zwei solcher Hinweise aufzufinden vermocht, einen in einer Schrift von DALLA-TORRE (6) aus dem Jahre 1885 und den andern in einem Vortrag von ERICH HAASE (13) 1880. Beiden Autoren ist noch nichts von einem besonderen Duftorgan der Schmetterlingsweibchen bekannt und sie sprechen daher auch nur die Vermutung aus, daß „durch das Hervorstrecken der Legeröhre die Verdunstung des Riechstoffes ermöglicht würde“ und daß also „der Lockduft der brünstigen Weibchen . . . aus der Hinterleibsöffnung entströme“. Weitere Angaben über Dufteinrichtungen weiblicher Falter führt FREILING in seiner Arbeit nicht an.

Indessen ganz so spärlich sind die Mitteilungen hierüber denn doch nicht. Schon seit langer Zeit kennt man ein paariges Drüsenorgan, das sich bei manchen weiblichen Schmetterlingen im Innern der letzten Abdominalringe vorfindet und zugleich mit der Vagina nach außen mündet. Als erster hat wohl v. SIEBOLD (41) auf diesen eigentümlichen Drüsenanhang des Ovidukts aufmerksam gemacht und auf seine vermutliche Bedeutung als Duftorgan hingewiesen. In seiner Arbeit über „die Spermatozoen der wirbellosen Tiere" vom Jahre 1837 gibt er eine genaue Beschreibung des Genitalapparates eines weiblichen Falters und sagt dabei: „Man muß vier verschiedene Arten von Anhängen des Eierganges und der Scheide unterscheiden, nämlich:

1. einen immer unpaarigen[1]) Behälter, der bei der Begattung das männliche Zeugungsglied aufnimmt;
2. ein ungepaartes, in seltenen Fällen paariges Organ, das zur Aufnahme des männlichen Samens dient;
3. ein gepaartes symmetrisches Absonderungsorgan, welches wahrscheinlich die durch die Scheide schlüpfenden Eier mit einer klebrigen Feuchtigkeit überzieht;
4. ein ebenfalls paariges, symmetrisches, oft gefärbtes Absonderungsorgan, welches als unterster Anhang sich kurz vor dem Ausgang der Scheide in diese öffnet und einen Saft ergießt, der vielleicht zum Anlocken der Männchen dienen mag."

Ebenso erwähnt v. SIEBOLD auch in seinem „Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere" 1848 diese weiblichen Drüsenorgane und erklärt sie als Dufteinrichtungen. Trotzdem scheint seine Entdeckung lange Zeit völlig unbekannt geblieben zu sein und gar keine Beachtung gefunden zu haben. So gibt CARUS (4) 1857 eine Abbildung der „weiblichen Generationsorgane von Papilio urticae L.", auf der zwar jene Drüsen zu sehen sind, aber er nennt sie einfach „andere Anhangsdrüsen am unteren Ende des Ovidukts", ohne sich über ihre biologische Bedeutung näher zu äußern. Dieselbe Abbildung finden wir ein Jahr später, 1858, in dem Lehrbuche von HAYEK (15), der ebenfalls für das Drüsenpaar nur die Bezeichnung „andere Anhangsdrüsen" weiß.

---

1) Nach neueren Untersuchungen PETERSENS (31) kommt bei den Zygaenen allgemein eine doppelte Bursa vor.

Dann hört man lange Zeit überhaupt nichts von diesem Drüsenorgan, auch HAASE (13) und DALLA-TORRE (6) kennen es offenbar nicht, wie aus ihren obenerwähnten Äußerungen hervorgeht. Erst im Jahre 1889, also ein halbes Jahrhundert nach der Auffindung der Drüsen durch v. SIEBOLD, werden sie zum ersten Male wieder als Duftorgane bezeichnet, und zwar von dem Engländer JACKSON (19). Er sagt von ihnen: „Immediately below the termination of the azygos oviduct is a pair of glands supposed to be odoriferous by VON SIEBOLD.“ Außerdem gibt er eine kurze Beschreibung ihrer ontogenetischen Entwicklung und auch eine Abbildung finden wir bei JACKSON, die einen Überblick über den Verlauf und die Ausmündung der Duftdrüsen von Vanessa io bietet. Ebenso beschäftigt sich 1890 W. PETERSEN in seinen „Beiträgen zur Morphologie der Lepidopteren“ näher mit dem Vorkommen der „Glandulae odoriferae“ bei weiblichen Faltern. Er findet sie außer bei den schon von SIEBOLD und JACKSON erwähnten Arten allgemeiner bei den verschiedensten Faltergattungen und bildet sie auch mehrfach ab. Ein anderes, schematischer gehaltenes Übersichtsbild über den ganzen weiblichen Genitalapparat samt den Glandulae odoriferae gibt PETERSEN (32) in einer späteren Arbeit, 1907. Diese Abbildung ist neuerdings in die letzte Auflage des bekannten Schmetterlingsbuches von BERGE (34) übernommen worden, so daß sie damit wohl bald zu allgemeinerer Kenntnis gelangen dürfte. Endlich erschien vor wenigen Monaten (1912) in einer entomologischen Zeitschrift ein kurzer Artikel von Prof. v. LINSTOW über „Duftorgane der Schmetterlinge“, in dem auch die Glandulae odoriferae geschildert werden. v. LINSTOW geht darin zum ersten Male kurz auf den histologischen Bau der Drüsen ein und bildet auch einen Querschnitt durch das Organ ab, auf dem jedoch nur wenig zu erkennen ist.

FREILING kennt, wie gesagt, diese Glandulae odoriferae überhaupt nicht, sondern erwähnt ausdrücklich in seiner Arbeit: „Eigentliche Duftorgane, wie sie das männliche Geschlecht so vollendet und zahlreich aufzuweisen hat, sind von den Weibchen bislang noch nicht bekannt geworden.“ Dafür macht er uns aber mit einer ganzen Reihe der verschiedenartigsten weiblichen Dufteinrichtungen bekannt, die er selber bei seinen Untersuchungen neu aufgefunden hat. Er gliedert sie — nach dem Vorbilde ILLIGS (18) — nach ihrer Lage und unterscheidet:

A. „Duftorgane im Umkreis der äußeren Geschlechtsorgane.“

Dahin gehören:

„I. Zu Duftorganen umgewandelte Schuppen- oder Borstenkomplexe:
  a) Das Duftbüschel von Gonopteryx rhamni ♀,
  b) die Duftbüschel von Euploea asela ♀,
  c) das paarige Duftbüschel von Stilpnotia salicis ♀,
  d) der Afterschopf von Thaumetopoea pinivora ♀.

II. Zu Dufteinrichtungen umgewandelte Hautduplikaturen zwischen dem 8. und 9. Abdominalsegment.
  a) Die dorsal gelegene Duftfalte von Orgyia antiqua ♀,
  b) die Sacculi laterales von Bombyx mori ♀.“

Ferner kennt Freiling auch:

B. „Duftorgane auf den Flügeln:

I. Auf dem Flügelfeld:
  Duftflecke der Hesperiden (Adopaea lineola ♂ u. ♀).

II. Auf den Flügeladern:
  a) Die Duftschuppenreihen der Pterophoriden (Aciptilia pentadactyla ♂ u. ♀),
  b) die Duftschuppenanhäufungen auf den Flügeladern I und II von Notris verbascella ♂ u. ♀.“

Diese letztgenannten Organe kommen jedoch sowohl beim männlichen wie beim weiblichen Falter vor, und es ist daher nicht ganz sicher, ob man sie unbedingt als Duftorgane im Sinne von Arterkennungsmerkmalen aufzufassen hat. Möglicherweise können sie auch einem anderen Zwecke dienen, und Freiling gibt daher auch zu, daß sie vielleicht eher mit den Stinkdrüsen anderer Insekten und Schmetterlinge zu vergleichen wären, die ein widerlich riechendes Sekret absondern und von den Tieren als Verteidigungsorgane in der Gefahr benutzt werden. So berichtet schon Fr. Müller (27, 28) ausführlich von den Stinkkölbchen und -wülsten der brasilianischen Maracujáfalter, und vielleicht kommt ein solches Stinkorgan auch unserem Baumweißling, Aporia crataegi L., zu, von dem Eckstein (10) erwähnt, daß er einen „im höchsten Grade widerlichen und ekelerregenden“ Geruch aus-

sende. Eine derartige Beobachtung scheint FREILING aber bei den in Frage kommenden Arten nicht gemacht zu haben, und es ist deshalb immer noch wahrscheinlicher, die Duftapparate derselben als Organe aufzufassen, die zum Zusammenfinden der Artgenossen und damit natürlich wiederum zur gegenseitigen Annäherung der Geschlechter dienen.

Seit langer Zeit kennt man nun aber auch Dufteinrichtungen, die nur im männlichen Geschlecht vorkommen und bei den Weibchen niemals beobachtet worden sind. Sie sondern meist einen angenehm duftenden Stoff ab und können daher unmöglich als Schreckorgane gedeutet werden. Natürlich dienen sie aber auch nicht dazu — wie man vielfach lesen kann —, die weiblichen Falter zur Kopula anzulocken, da fast überall bei den Schmetterlingen umgekehrt die Männchen zur Begattung die Weibchen aufsuchen, während diese ruhig und abwartend sitzen bleiben, zumal wenn sie flügellos sind. Die Duftorgane der männlichen Falter müssen also einen ganz anderen Zweck haben, und zwar weiß man jetzt, daß sie als Reizmittel bei der Kopulation wirken. Sie kommen außerordentlich häufig vor, und im Laufe der letzten Jahrzehnte hat man eine große Anzahl der verschiedensten Einrichtungen bei männlichen Faltern gefunden, die alle als derartige Duftapparate aufzufassen sind [s. ILLIG: „Duftorgane der männlichen Schmetterlinge" (18)]. Namentlich handelt es sich dabei um Duftschuppen und Duftbüschel, die bei exotischen Faltern häufig einen sehr intensiven Geruch ausströmen sollen, während bei unseren einheimischen Arten der Reizduft weniger auffällig zu sein pflegt. Immerhin ist er aber auch hier meistens sehr gut wahrnehmbar, wie z. B. der Melissen- oder Zitronengeruch von Pieris napi L. oder der Moschusduft, den manche Schwärmer im Flug von sich geben; und von einer Eule, Dyschorista suspecta Hb., berichtet PETERSEN (32), daß man durch die Entfaltung ihres Duftbüschels ein ganzes Zimmer mit kumarinähnlichem Wohlgeruch erfüllen kann.

Obgleich derartige männliche Duftapparate noch lange nicht in ihrer ganzen Verbreitung bekannt geworden sind — namentlich die Geometriden scheint man bisher noch sehr vernachlässigt zu haben —, wollen wir doch hier von einer Untersuchung derselben absehen und uns im folgenden lediglich der Besprechung rein weiblicher Duftorgane zuwenden.

Untersuchungsmethoden.

Zur Untersuchung gelangte nur frisch konserviertes Material, das ich eigens für diesen Zweck gesammelt oder aus der Puppe gezogen hatte. Sollte bei einem Falter das Duftorgan in ausgestrecktem Zustand erhalten bleiben, so mußte das Abdominalende vorher unterbunden werden, um ein Zurückfließen der Blutflüssigkeit aus dem Organ und ein dadurch bedingtes Kollabieren desselben zu verhindern. Zur Fixierung verwandte ich anfangs die Zenkersche Lösung, die sich aber insofern gänzlich ungeeignet erwies, als in der wässerigen Flüssigkeit die fixierten Körperteile nicht untersanken, so daß die Lösung nur langsam und schlecht in die Gewebe eindringen konnte. Ich versuchte es hierauf mit einem Gemisch von Sublimat-Eisessig-Alkohol und mit einer Fixierungslösung aus Formol-Alkohol-Essigsäure, die von Freiling mit Erfolg angewandt worden war. Diese Flüssigkeiten ergaben auch schon bedeutend bessere Resultate, besonders eigneten sie sich für zarte kleine Spanner und dergleichen Falter, bei denen sie das Chitin so weit erweichten, daß man die Objekte gut zum Schneiden verwenden konnte. Für größere Arten reichte jedoch auch diese Fixierungsmethode nicht aus, da bei ihnen das Chitin so spröde und hart blieb, daß alle Schnittversuche daran scheiterten. Ich mußte mich daher noch nach einem anderen guten Fixierungsmittel umsehen, das gleichzeitig zur Chitinerweichung dienen konnte und verfiel schließlich auf das Gemisch von Hennings. Es stellt eine Mischung dar aus:

16 ccm konzentrierter Salpetersäure,
16 „ 0,5 %iger Chromsäure,
24 „ alkohol. Sublimatlösung (60 %),
11 „ gesättigter, wässeriger Pikrinsäure,
42 „ Alkohol absol.

Mit dieser Fixierungsflüssigkeit habe ich überall die besten Erfolge gehabt, nur muß man das Gemisch von Zeit zu Zeit neu zusammenstellen, da es sich im Laufe einiger Wochen gewöhnlich zersetzt.

Anfangs ließ ich die Objekte etwa 48 Stunden in der Flüssigkeit; die Fixierung war dann gut, jedoch blieb das Chitin oft noch so spröde, daß ich nur bei Anwendung eines Mastixüberzuges gute Schnittserien erreichen konnte. Ich verlängerte daher die Dauer

der Fixierung auf 5—8 Tage, je nach der Härte des Chitins und konnte dann meistens leicht Schnitte von 5 oder 10 μ ohne Anwendung von Mastix herstellen. Bei längerer Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit wurden leicht die Zellen der Hypodermis etwas mazeriert, jedenfalls unter dem Einfluß der Salpetersäure, wenn auch natürlich das Chitin nur noch weicher wurde. Dagegen ließen sich die im Körperinnern befindlichen Eier häufig auch dann noch nicht gut mikrotomieren. Namentlich erwiesen sich die Eier vieler Spinnerweibchen als außerordentlich spröde und hartschalig, und bei diesen Faltern mußten sie daher vor dem Schneiden vorsichtig aus dem Abdomen entfernt werden.

Die Aufbewahrung des Materials erfolgte in 96%igem Alkohol, nachdem dasselbe zuvor durch ein längeres Auswaschen in Jodalkohol entsublimiert worden war.

Bei der Vorbereitung der Objekte zur Paraffineinbettung verwandte ich kein Xylol, da hierdurch das Chitin von neuem bedeutend gehärtet wird. Die Objekte wurden vielmehr aus dem absoluten Alkohol allmählich in Chloroform übergeführt und dann diesem nach und nach immer mehr Paraffin zugesetzt, während gleichzeitig das Chloroform zum Verdampfen gebracht wurde. Schließlich kamen die Objekte noch für etwa eine Stunde in den Thermostaten und wurden darauf in 58°iges Paraffin eingebettet. Die auf solche Weise hergestellten Präparate ließen sich meistenteils ohne Anwendung von Mastix sehr gut schneiden, und ich habe von einigen Falterarten schließlich für die feineren histologischen Untersuchungen Mikrotomschnitte von 3 μ erreicht. Bei Serien betrug dagegen die Schnittdicke stets 5 oder 10 μ.

Freiling gibt an, daß ihm Schnitte von mehr als 7,5 μ Dicke gewöhnlich dadurch verloren gingen, daß sie sich beim Durchführen durch die Alkoholreihe vom Objektträger loslösten und fortschwammen. Auch ich hatte anfangs mit dieser Schwierigzu kämpfen, jedoch läßt sich hier leicht Abhilfe schaffen, wenn man die Objektträger, nur etwas dicker als gewöhnlich, mit Eiweißglyzerin bestreicht.

Gefärbt wurde fast stets mit Hämatoxylin (Delafield) und Eosin — (selten Orange G.) —, womit ich bei den meisten Falterarten recht gute Färbungen erzielte. Auch eine Färbung mit Borax-Karmin oder Hämatoxylin in Verbindung mit Indig-Karmin + Pikrinsäure, die von Stobbe (48) bei den Duftdrüsen männlicher Noktuiden mit Erfolg aufgewandt worden ist, habe ich versucht; sie gelang bei Agrotis fimbria, also einer Eule,

ausgezeichnet, dagegen versagte sie bei vielen Spinnern und Tagfaltern fast gänzlich. Überhaupt verhielten sich die einzelnen Falterarten den gleichen Farbstoffen gegenüber oft merkwürdig verschieden. So vermochte ich ganz besonders bei Tagfaltern oft erst nach vielen Bemühungen brauchbare Färbungen herzustellen. Sogar mit Eisenhämatoxylin war hier häufig nichts zu erreichen. Als gänzlich ungeeignet erwiesen sich vor allem aber Hämalaun und viele Anilin-Kernfarbstoffe, wie Safranin, Bismarckbraun und Gentianaviolett, die z. T. selbst nach tagelanger Einwirkung einer konzentrischen Lösung die Zellkerne nur schwach angefärbt hatten. Beim Lithiumkarmin endlich zeigte sich der Nachteil, daß durch die stark alkalische Farblösung das Eiweißglyzerin unter den Schnitten zersetzt wurde, so daß diese davonschwammen. Es ist möglich, daß diese schwierige Färbbarkeit der Objekte auf das vorherige lange Verweilen in dem Henningsschen Fixierungsgemisch zurückzuführen ist. Vor allem dürfte wohl die hierin enthaltene Chromsäure einen ungünstigen Einfluß ausüben, denn bei den Objekten, die auf andere Weise fixiert worden waren, bin ich beim Färben nicht auf solche Schwierigkeiten gestoßen.

Eine andere Untersuchungsmethode zur Auffindung von Duftorganen bestand darin, daß ich die Abdomina der verschiedensten Falter, die trocken aufbewahrt oder in Alkohol konserviert waren, in 6—10%iger Kalilauge auskochte und darauf die mazerierten Innenteile vorsichtig entfernte. Unter dem binokularen Mikroskop ließen sich dann die leeren Chitinhüllen recht gut näher untersuchen, besonders wenn auch das Pigment durch eine längere Einwirkung von 20%iger Kalilauge z. T. entfernt worden war.

Bei manchen Präparaten wurde das Chitin mit Alaun oder Borax-Karmin etwas angefärbt, und diese Farbstoffe eigneten sich auch gut zum Färben von Drüsengebilden in toto. Für Schuppenuntersuchungen waren Glyzerinpräparate am günstigsten.

Vor allem lag es mir aber daran, die Falter lebendig im Freien oder doch im Zuchtkasten zu beobachten, um aus ihrem Verhalten, besonders bei der Kopulation, eventuell Schlüsse auf das Vorhandensein von Duftorganen zu ziehen. Bei manchen Arten glückte dies auch recht gut, während bei anderen wieder absolut nichts Auffälliges äußerlich zu beobachten war. Namentlich die Noktuën waren in dieser Beziehung sehr ungünstig, da bei ihnen die Begattungszeit in die Nacht fällt und sie am Tage

sich meist sehr versteckt halten. Außerdem schreiten viele Eulen im Zimmer überhaupt nur selten zu einer Kopula.

In der Benennung und Erklärung der einzelnen Abschnitte des weiblichen Genitalapparates bin ich in erster Linie PETERSEN gefolgt, der hierüber mehrere eingehende Arbeiten veröffentlicht hat. Die systematische Einteilung und Nomenklatur der behandelten Schmetterlinge ist aus der neuesten Auflage des Schmetterlingswerkes von A. SPULER (45) übernommen, doch habe ich stellenweise der Einfachheit halber auch die alten deutschen Sammelbezeichnungen: Tagfalter, Spinner, Eulen, Spanner angewandt, wenn auch bekanntlich diese einzelnen Abteilungen, wie besonders die „Spinner", heutzutage in eine ganze Anzahl von besonderen Gruppen aufgelöst sind.

Einteilung.

Die Einteilung der von mir untersuchten Dufteinrichtungen habe ich in der Hauptsache so vorgenommen, daß äußerlich ähnliche und in ihrer funktionellen Mechanik gleichgebaute Duftorgane zusammengefaßt wurden, wobei ich allerdings eine systematische Reihenfolge der Falterarten nur zum Teil beibehalten konnte. Ebenso ist die schon von ILLIG und FREILING benutzte Gliederung der Duftapparate nach ihrer Lage stellenweise in Anwendung gekommen. Es ergeben sich danach:

A. **Vorschiebbare Duftfelder:**

1. Das sattelförmige Duftfeld von Phalera bucephala L.
2. Der ringförmige Duftwall bei der Gattung Pygaera O.

B. **Ausstülpbare Duftringe:**

1. Der doppelte Ringwulst von Pterostoma palpinum L.
2. Der einfache Ringwulst bei Cucullia verbasci L., Cuc. argentea Hufn. und anderen Noctuën.
3. Der geschlossene Duftring von Colocasia coryli L.

C. **Die dorsale Duftfalte der Lymantriiden:**

a) bei Porthesia similis Fuessl.
b) „ Hypogymna morio L.
c) „ Dasychira pudibunda L.

d) bei Dasychira fascelina L.
e) „ „ selenitica Esp.
f) „ Orgyia gonostigma F.

D. **Intersegmentale Duftsäcke:**

I. In der letzten Abdominalfalte:
1. Die dorsalen Duftröhren und die ventralen Duftgruben bei Hypocrita iacobaeae L. und Callimorpha dominula L.
2. Der ausstülpbare ventrale Duftsack von Saturnia pavonia L.
3. Das ventrale Duftfeld von Caligula japonica.
4. Das ventrale Duftfeld mit den beiden Duftbüscheln von Aglia tau L.

II. In der vorletzten Abdominalfalte:
1. Die ausstülpbaren dorsalen Duftsäcke der Gattung Argynnis Fabr.
a) Arg. paphia L. und latonia L.,
b) „ adippe L. „ euphrosyne L.

E. **Die Glandulae odoriferae der Argynnis-Arten.**

F. **Das ventrale Duftbüschel von** Agrotis fimbria L.

A. Vorschiebbare Duftfelder.

1. Das sattelförmige Duftfeld von Phalera bucephala L.

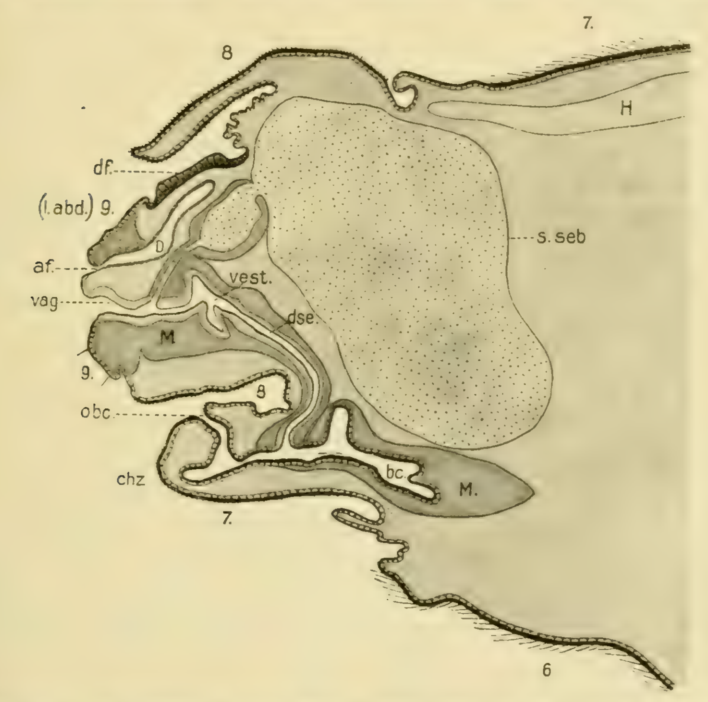
Die einfachste Form eines Duftorgans, die ich bei meinen Untersuchungen angetroffen habe, findet sich bei dem gemeinen Mondvogel, Phalera bucephala L., jenem häufigen Spinner, der in der Ruhestellung einem abgebrochenen Stück von einem trockenen Birkenzweig so täuschend ähnlich sieht. Man findet die Falter im Freien häufig in copula, und in früheren Jahren habe ich wiederholt durch unbefruchtete Weibchen während der Nacht männliche Falter ins Zimmer gelockt. Die Weibchen müssen also sicherlich irgendeinen spezifischen Geschlechtsgeruch ausströmen, der von den Männchen auf weite Strecken hin gewittert wird, wenn er auch für unsern groben menschlichen Geruchssinn nicht wahrnehmbar ist. Ich wählte daher diesen Spinner zur näheren Untersuchung aus, jedoch konnte ich anfangs äußerlich nichts besonders Auffälliges daran entdecken, obgleich ich eine große Anzahl frisch gezogener Falter längere Zeit hindurch beobachtete. Trotzdem fertigte ich von den Hinterleibern einiger Falter Schnitt-

serien an und untersuchte diese genauer. Dabei bemerkte ich denn ein hohes drüsiges Epithel, das sich bei den weiblichen Tieren, besonders dorsal, in der letzten Intersegmentalfalte unter einer dünnen Chitincuticula ausbreitete. Ich achtete nun auch bei den lebenden Tieren genauer auf diese Stelle und bemerkte jetzt, daß einige unbefruchtete Weibchen, die am Deckel des Zuchtkastens saßen, den Hinterleib zwischen den Flügeln nach unten herabhängen ließen, wobei die sonst völlig unter der dichten langen Behaarung verborgenen letzten beiden Segmente etwas hervorgeschoben waren. Weiter ließ sich jedoch nichts feststellen, auch nicht, als ich die Tiere zu einer anderen Tageszeit beobachtete, z. B. spät am Abend, wo die Männchen schon zu fliegen begannen. Als ich dann aber bei der Fixierung dieser Tiere auf das Abdomen einen gelinden Druck ausübte, schob sich unter dem großen gewölbten 7. Rückenschild ein feuchtglänzendes Intersegmentalfeld hervor, das dorsal eine ziemlich erhebliche Ausdehnung besaß, aber nach den Seiten zu allmählich sich verschmälerte, so daß es ein Duftfeld von etwa sattelförmiger Gestalt darstellte. Daß es sich dabei tatsächlich um ein Duftfeld handelte, ging dem ganzen Bau nach und aus dem Vergleich mit Dufteinrichtungen anderer Falter klar hervor. Wir sehen es in Fig. 1, Taf. XIV.

Der 8. Tergit, dessen Hinterrand mit kurzen Borsten besetzt ist, ragt unter der Behaarung des vorhergehenden 7. Leibesringes etwas hervor. Darunter breitet sich das intersegmentale Duftfeld (*df*) aus, das eine ziemlich glatte Oberfläche zeigt und distal in die kleinen Laminae abdominales (*l. abd*) übergeht. Letztere sind, wie gewöhnlich, mit langen starren Borsten besetzt, die nach Freilings Befunden an anderen Faltern stets innerviert sind, und daher von dem Weibchen wohl als Tastorgane benutzt werden, wenn es bei der Eiablage nach einem geeigneten Anheftungspunkt für die Eier sucht. Der ventrale Teil des 7. Segments läuft nach hinten in einen besonderen großen Chitinfortsatz aus, hinter dem der Eingang zur Bursa copulatrix verborgen liegt.

Auf dem schematisierten sagittalen Längsschnitt in der Textfig. 1 finden wir dieselben Verhältnisse noch einmal, hier jedoch im eingezogenen Zustand der Ruhe. Das ganze Abdominalende macht so einen sehr gedrungenen Eindruck, da die letzten Segmente stark verengt und teleskopartig tief unter die vorhergehenden zurückgezogen sind. Von den inneren Organen fällt besonders der angeschnittene riesige Kittsack (*s. seb*) auf, von dem

ein enger muskulöser Gang in den Oviductus communis führt. Hier werden bei der Eiablage die austretenden Eier mit der klebrigen Kittsubstanz überzogen. Dicht unter dem 7. Tergiten bemerken wir den langgestreckten Herzschlauch (*H*), der gewöhnlich unter der vorletzten Intersegmentfalte endet. Von dem Enddarm (*D*) ist nur gerade die Ausmündung (*af*) angeschnitten, und etwas unterhalb von dieser öffnet sich die von mächtigen Muskelmassen (*M*) umgebene Vagina (*vag*). In ein Vestibulum der Vagina mündet von der ventralen Seite her der Ductus



Textfig. 1. Sagittalschnitt durch das Hinterleibsende eines Phal. bucephala ♀ (schematisiert). Vergr. 24 : 1.

seminalis (*dsc*), der aus der oberen Wand der Bursa copulatrix (*bc*) abzweigt. Die Bursa selbst ist ebenfalls stark muskulös und innen von einer ziemlich dicken, aber glatten Chitinlage ausgekleidet. Das Orifizium der Bursa (*o bc*) wird umgeben und in der Ruhelage z. T. verschlossen durch den oben erwähnten Chitinfortsatz (*chz*), den der Hinterrand der 7. Bauchschuppe bildet, und der sich so weit nach hinten erstreckt, daß auch fast der ganze 8. Sternit darunter verschwindet. Dorsal wölbt sich wie ein mächtiger Schild die Rückenplatte des 8. Ringes über einem

großen Intersegmentalraum, in dem nun das eigentliche Duftorgan (*df*) liegt. Die Intersegmentalfalte ist hier außerordentlich verbreitert und in ihrer proximalen Hälfte stark gefältelt, der übrige Teil dagegen bildet ein fast vollkommen glattes Feld. Unter diesem ist die Hypodermis plötzlich zu einem hohen Drüsenepithel umgewandelt, während sie vorher nur ganz schwach und niedrig entwickelt war. Der besseren Übersicht halber ist dieser Teil in der Abbildung, wie auch auf allen übrigen Textfiguren, dunkler gehalten und schärfer hervorgehoben. Für gewöhnlich, wenn der Falter ruht, liegt dieses Drüsenfeld (*df*), wie bei dem vorliegenden Exemplar, verborgen unter dem 8. Tergiten, der wiederum von der langen, dichten Behaarung des 7. Segments so zugedeckt wird, daß das Organ nur wenig mit der äußeren Luft in Berührung kommt. Es wird dadurch die Verdunstung des Duftstoffes zur unrechten Zeit auf ein Minimum reduziert. Wird dagegen der gefältelte Teil der Intersegmentalfalte durch Blutdruck von innen her geglättet und geradegestreckt, so schiebt er das Drüsenfeld vor sich her und aus dem abgeschlossenen Intersegmentalraum heraus, so daß jetzt das Duftorgan wirksam in Funktion treten kann. Dieser Zustand ist es etwa, der in der oben betrachteten Fig. 1, Taf. XIV wiedergegeben ist.

Was nun die Histologie des Duftfeldes anbetrifft, so sehen wir die näheren Verhältnisse dargestellt in Fig. 12, Taf. XV. Die Chitinhaut über der drüsigen Hypodermis ist hier beim Mondvogel ziemlich dick, — bei dem abgebildeten Exemplar hat sie sich von dem Epithel stellenweise etwas abgehoben —, sie besteht, wie bei allen Formen, die ich untersuchen konnte, aus einem lamellösen Chitin, das nach außen von einer schmalen Zone begrenzt wird, die sich mit Hämatoxylin intensiv blau färbt (*ch*: *b*). Darunter lagert eine dickere, nur ganz schwach angefärbte Schicht, die locker aus zahlreichen dünnen Lamellen aufgebaut ist (*ch*: *c*). Beide Schichten findet man stets auch auf allen übrigen Intersegmentalfalten ausgebildet, und zu diesen kommt[1]) auf den Tergiten und Sterniten selbst gewöhnlich noch eine dritte, gelbpigmentierte Cuticula, die den festen Außenpanzer des Körpers darstellt und aus einem sehr dichten, spröden Chitin aufgebaut ist. Oft findet sich unter dieser Cuticula die blaugefärbte Zone stark verdickt, so daß dann die unterste lamellöse Schicht fast ganz verdrängt wird. Das spröde gelbe Chitin ist außer am

1) Vgl. Textfig. 17 (*ch*: *a*).

Eingang zur Bursa copulatrix niemals in den Zwischensegmentfalten ausgebildet; es bricht vielmehr meistens an der Grenze von Segment und Intersegmentalfalte gegen die Lamellenschichten hin ganz schroff ab oder wird allmählich dünner und dünner, bis es über der Falte selbst schließlich ganz verschwindet.

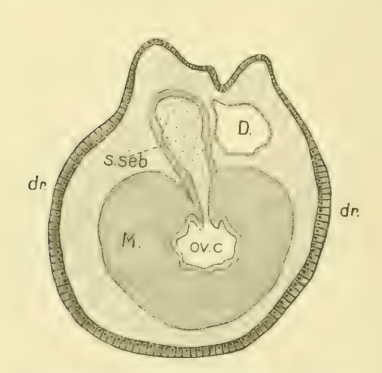
Die Hypodermis besteht bei Phalera bucephala aus einem hohen Drüsenepithel, dessen einzelne Zellen sich meist recht scharf gegeneinander abgrenzen, da die Grenzschicht (*zg*) aus einem dichten, strähnigen Plasma besteht, während das Zellinnere durch zahllose kleinere und größere Vakuolen (*v*) eine weitmaschige Struktur erhält. Die Kerne (*dk*) sind meist von ovaler Gestalt oder an einem Ende kommaförmig zu einer feinen Spitze ausgezogen. Sie liegen gewöhnlich ungefähr in der Mitte der Zelle, z. T. sind sie aber auch etwas nach deren äußerem Ende verlagert. Stets sind sie von einem dichten Chromatin erfüllt und zeigen in ihrem basalen Teil häufig einen deutlichen Nukleolus (*n*), der ringförmig von einer hyalinen Zone umgeben ist und sich dadurch scharf von dem übrigen Chromatin abhebt.

2. Der ringförmige Duftwall bei der Gattung Pygaera O.

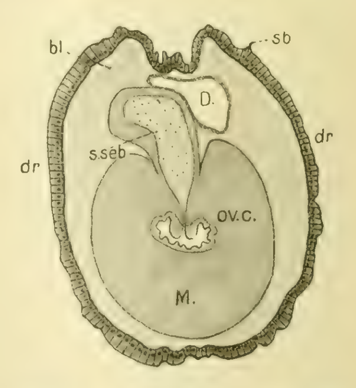
Ein ähnliches Duftorgan, wie es der Mondvogel aufweist, scheint auch bei den Arten der Gattung Pygaera O. ausgebildet zu sein, die dem Genus Phalera Hb. systematisch nahe verwandt ist. Ihren lateinischen Namen Pygaera haben diese Falter von dem großen, lebhaft gefärbten Afterschopf, der in der Ruhestellung steil aufrecht getragen wird, so daß er zwischen den etwas gekrümmt dachförmig gehaltenen Flügeln weit hervorragt. In diesem auffälligen Afterschopf vermutete ich nun ursprünglich irgendein Duftorgan. Indessen zeigte es sich, daß ich mich hierin getäuscht hatte, und dies war von vornherein wohl auch schon deswegen zu erwarten, da sowohl die männlichen wie die weiblichen Falter den Afterschopf in ungefähr gleicher Entwicklung zeigen und er nicht etwa nur beim Weibchen allein ausgebildet ist. Dagegen entdeckte ich bei der näheren Untersuchung von Pygaera pigra L. und Pygaera curtula Hufn. ein anderes Duftorgan, das demjenigen des Mondvogels in mancher Hinsicht gleicht, aber hier auch schon äußerlich viel schäfer markiert ist.

Auf dem Übersichtsbild Taf. XIV, Fig. 2 sehen wir die seitliche Ansicht der letzten Abdominalsegmente eines Weibchens von Pygaera pigra L. Der Hinterrand des 7. Leibesringes trägt

den erwähnten, pinselartigen Afterschopf (*as*), der besonders dorsal weit nach hinten herausragt und aus sehr langen braunen Schuppen besteht, die alle in eine gezackte Spitze auslaufen. Er überdeckt auch in diesem völlig gestreckten Zustand des Abdomens fast ganz das 8. Segment, nur seitlich sehen wir einen kleinen Vorsprung desselben unter der dichten Beschuppung hervorragen. Auch der Eingang zur Bursa wird von etwas kürzeren derartigen Schuppen umgeben. Das ganze Abdomen findet seinen Abschluß in einem flach halbkugelförmigen Afterfeld. Dieses besteht einesteils aus den fast zu einer Kugelklappe geschlossenen Laminae abdominales (*l. abd*), die nur gerade in der Mitte die Mündungen für Darm und Ovidukt freilassen. Sie sind dicht in radiale Falten zerlegt und mit vielen langen Tastborsten besetzt. Zum anderen Teil wird das Afterfeld von einem ringförmigen Wall (*dr*) gebildet, der, wie das Duftfeld des Mondvogels, aus der zweiten, distalen Hälfte der letzten Intersegmentalfalte hervorgeht und auch hier das eigentliche Duftorgan darstellt. Seine Oberfläche zeigt eine hellbraun pigmentierte, dünne Chitinschicht, die bei Pygaera pigra L. völlig glatt ist, wie es auch der Querschnitt in der Textfig. 2 zeigt, während sie bei Pygaera cur-



Textfig. 2. Querschnitt durch das Hinterleibsende eines Pyg. pigra ♀ (schem.). Vergr. 43 : 1.



Textfig. 3. Querschnitt durch das Hinterleibsende eines Pyg. curtula ♀ (schem.). Vergr. 43 : 1.

tula Hufn. von vielen tiefen Querrillen durchzogen wird (Textfig. 3) und stellenweise noch mit vereinzelten Tastborsten (*sb*) besetzt ist. Ein Einstülpen dieses Duftringes erfolgt nicht, er wird vielmehr in der Ruhelage einfach unter den schützenden Afterschopf gezogen, so daß nur noch der von den Laminae abdominales gebildete Teil des Afterfeldes herausragt. Dadurch

wird wiederum ein überflüssig starkes Verdunsten des Duftstoffes während des Tages vermieden. Das Hervorschieben des Duftringes geschieht auch hier, wie bei Phal. bucephala L. dadurch, daß sich der stark gefältelte proximale Teil der Intersegmentalfalte durch Blutdruck gerade streckt und den Ringwall vor sich her herausschiebt.

Wie auf den Querschnitten (Textfig. 2 und 3) zu erkennen ist, bildet das Duftorgan einen völlig geschlossenen Ring von hohem Drüsenepithel (*dr*), in das hier die Hypodermis umgewandelt ist und das nur dorsal etwas weniger entwickelt ist. An dieser Stelle ist auch die Breite des Ringes plötzlich verengt, während er ventral durchweg annähernd gleich breit bleibt. Von den inneren Organen erkennen wir wiederum dorsal den Querschnitt des Darmes (*D*), der von dem Kittsack (*s. seb*) etwas zur Seite gedrängt wird. Dieser mündet von oben her in den Oviductus communis (*ov. c*), dessen riesige Muskularis (*M*) hier auf dem Querschnitt besonders gut zur Geltung kommt.

Den feineren Bau des Drüsenringes von Pyg. curtula Hufn. zeigt Fig. 13, Taf. XV. Die blaufärbbare Außenzone des lamellösen Chitins (*ch:b*) ist hier in fast gleicher Dicke ausgebildet wie die darunter liegende Lamellenschicht (*ch:c*) selber. Nach außen trägt sie vereinzelt haarfeine kleine Chitinnadeln (*chn*), die sehr unregelmäßig verteilt sind, aber im allgemeinen ventral und auch dorsal häufiger vorkommen als an den Seiten des Duftringes. Das drüsige Epithel besteht aus dichtgefügten hohen Zylinderzellen, deren Grenzen (*zg*) man nicht immer scharf verfolgen kann, am deutlichsten markieren sie sich noch in der Mitte der Zellen. Die Kerne (*dk*) liegen sämtlich am basalen Zellende und zeigen eine etwas wechselnde Gestalt; am häufigsten bilden sie ein unregelmäßiges Viereck mit gerundeten Ecken. Sie sind verhältnismäßig chromatinarm und ein Nukleolus ist nur vereinzelt undeutlich zu erkennen. Rings umgeben sind die Kerne von winzigen Sekretvakuolen (*v*), die hier das Plasma dicht durchsetzen, um dann nach dem äußeren Teil der Zelle hin immer spärlicher aufzutreten, bis sie schließlich einem dichten, körnigen Protoplasma Platz machen, das sich mit einer streifigen Grenzschicht gegen das Chitin hin absetzt.

Ebenso ist auch das Drüsenepithel von Pyg. pigra L. gebaut, nur ist hier, wie schon früher erwähnt, die Oberfläche des Chitins vollständig glatt und weder von Rillen durchfurcht, noch mit vereinzelten Tastborsten besetzt. Auch die feinen Chitin-

nadeln fehlen an den Seiten des Ringwalles vollständig und finden sich nur noch auf der Ventralseite ausgebildet.

B. Ausstülpbare Duftringe.

1. Der doppelte Ringwulst von Pterostoma palpinum L.

Wie die beiden bisher betrachteten Formen gehört auch der sog. Schnauzenspinner, Pterostoma palpinum L., zu der Familie der Notodontiden, und ich glaubte daher bei ihm auch eine ähnliche Dufteinrichtung vorzufinden, wie bei dem Genus Pygaera O. und Phalera Hb. Jedoch zeigte es sich, daß der Duftapparat des Schnauzenspinners eine größere Ähnlichkeit mit dem mancher Noctuën besitzt, wie wir ihn noch später näher werden kennen lernen, wenn auch andererseits manches die Zugehörigkeit des Falters zu den Spinnern deutlich anzeigt.

Im Ruhezustand ist wiederum äußerlich wenig oder nichts zu erkennen, drückt man dagegen etwas auf den proximalen Teil des Abdomens, so erhält man ein Bild, wie es in Fig. 3, Taf. XIV wiedergegeben ist. Das 7. Segment ist noch ganz wie die vorhergehenden gebaut, trägt aber an seinem Hinterrand eine dichte lange Behaarung, die, wenn der Falter ruht, die folgenden letzten Segmente völlig überdeckt. Ventral ist der Rand des 7. Sterniten außerdem mit derben, stachelartigen Chitinhöckern bewehrt, die den Eingang zur Bursa copulatrix umgeben. Auch sie sind gewöhnlich dicht von langen Haaren überlagert, die auf der Abbildung jedoch der besseren Übersicht wegen weggelassen sind, so daß man den dornigen Chitinrand deutlich erkennen kann. Der 8. Leibesring ist bedeutend verengt; er besteht aus einem dorsalen und einem ventralen ziemlich breiten Chitinhalbring, die an den Seiten des Körpers durch eine Art Gelenk (*gel*) miteinander verbunden sind. Der untere Teil bildet ventral eine Platte, die in zwei nach außen weisende Spitzen ausläuft. Die mit kurzen Tastborsten besetzten kleinen Lam. abdominales des 9. Segmentes klaffen ventral weit auseinander und lassen die Ausmündungsstellen von Darm und Vagina zwischen sich frei.

Das Duftorgan selbst (*dr*) wird von der ganzen letzten Intersegmentalfalte gebildet. In zwei buckelig aufgetriebenen Ringwülsten, die durch eine Einsenkung sich gegeneinander scharf abgrenzen und nach der ventralen Seite hin allmählich flacher werden, quillt hier die letzte Zwischensegmentsfalte weit heraus. Ihre Oberfläche ist feuchtglänzend und zeigt

ein helles durchsichtiges Chitin. Nur an den Seitenteilen des zweiten, hinteren Wulstes tritt an dessen Stelle ein scharf umgrenztes dunkleres Chitinfeld (*chf*), von dem ein innerer Fortsatz bis unter die Mitte des 8. Segmentes verläuft. An dieser festeren Platte setzen von innen die großen Intersegmentalmuskeln an, die dazu dienen, das vorher durch Blutdruck ausgestülpte Organ wieder zur Ruhelage in den Körper zu ziehen. Wir haben es also bei Pter. palpinum L. nicht mehr mit einem Duftfeld zu tun, das unter dem vorletzten Segment einfach hervorgeschoben wird, indem sich der vordere Teil der Abdominalfalte gerade streckt, vielmehr wird hier die ganze Falte, die ursprünglich nach innen eingestülpt war, zu einem doppelten Ringwulst weit herausgepreßt.

Wir finden dieselben Verhältnisse, wenn auch bei etwas weniger stark gestrecktem Abdomen, auf dem schematisierten Sagittalschnitt der Textfigur 4. Dorsal wölbt sich die letzte Intersegmentalfalte (*df*) in zwei Buckeln nach außen hervor, ventral dagegen ist sie noch ziemlich tief eingestülpt und tritt hier auch nie so weit wie oben heraus. Es entsteht dadurch im Verein mit den Lam. abdominales ein flaches Afterfeld, auf dem Enddarm (*af*) und Vagina (*vag*) getrennt voneinander münden. Der Herzschlauch (*H*) sowie ein Teil der Sacculi sebaceï (*s. seb*) mit ihrem Ausführgang zum Ovidukt



Textfig. 4. Sagittalschnitt durch das Hinterleibsende eines Pter. palpinum ♀ (schem.). Vergr. 24 : 1.

sind ebenfalls im Längsschnitt getroffen. Das Orifizium der Bursa (*obc*) zeigt beim Schnauzenspinner besonders starke Chitinverdickungen, eine Erscheinung, die fast an ähnliche Verhältnisse bei manchen Eulen und Spannern erinnert.

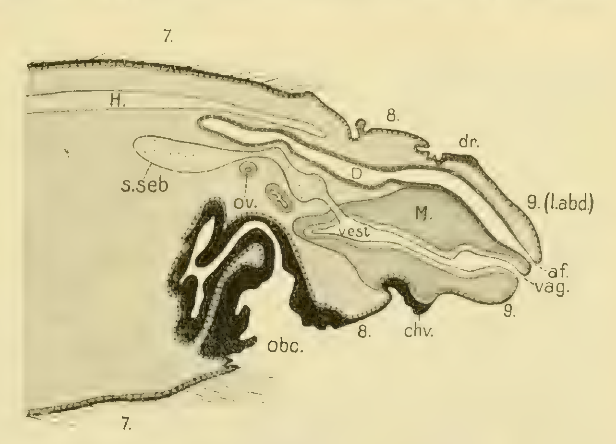
Bei der Betrachtung der histologischen Einzelheiten im Bau des Duftorgans von Pter. palpinum L. (Taf. XV, Fig. 14) finden wir wieder eine ziemlich starke Chitinentwicklung. Schon die dunkel gefärbte Außenschicht (*ch:b*) hat eine recht beträchtliche Dicke, die aber von der lamellösen farblosen Schicht (*ch:c*) darunter noch bei weitem übertroffen wird. Die Oberfläche des Chitins ist, abgesehen von einer im ganzen sanft gewellten Form der Duftfalte, vollkommen glatt. Das drüsige Zylinderepithel ist etwas ungleichmäßig stark entwickelt, bald höher, bald niedriger, und bildet daher stellenweise wulstförmig in das Körperinnere vorspringende Verdickungen, wie wir dies auch auf der Abbildung z. T. erkennen können. Gegen das Chitin hin rundet sich jede einzelne Zelle mit einem buckelartigen Vorsprung ab, und deutlich sieht man von hier aus die Zellgrenzen (*zg*) durch das Plasma nach innen verlaufen. Die Kerne (*dk*) lagern meist im basalen Drittel der Zelle und zeigen häufig eine biskuitförmige ausgezogene Gestalt. Sie sind ziemlich dicht von einem groben Chromatin erfüllt, in dem man einen Nukleolus nicht unterscheiden kann. Häufig sieht man als Beweis ihrer sekretorischen Tätigkeit einige Flüssigkeitsvakuolen (*v*) in ihrer unmittelbaren Nähe liegen, meist an ihrem basalen Ende oder dem Kern noch z. T. eingelagert. Im übrigen zeigt jedoch das Plasma in der Nähe des Kerns eine mehr körnige Struktur, nur gegen das Chitin hin löst es sich bisweilen in einzelne große Vakuolen auf.

2. Der einfache Ringwulst bei Cucullia verbasci L.

Wie wir oben sahen, besteht das Duftorgan von Pter. palpinum L. in einem doppelten Ringwulst, zu dem die ganze, stark verbreiterte Intersegmentalfalte zwischen dem 8. und 9. Segment hervorgestülpt wird. Eine ähnliche Einrichtung scheint nun auch einer ganzen Reihe von Noctuën eigentümlich zu sein, jedoch bildet hier die verhältnismäßig schmalere letzte Intersegmentalfalte nur einen großen Duftring, der aber sonst in ganz derselben Weise wie bei dem Schnauzenspinner durch inneren Blutdruck hervorgewölbt wird, während er sich in der Ruhe tief nach innen einstülpt. Zuerst fiel mir diese Erscheinung bei dem „braunen Mönch“, Cucullia verbasci L., auf. Beim lebenden Tier ist schwer etwas zu erkennen, da die Falter im Zuchtkasten wenig lebhaft sind und besonders tagsüber ruhig in einer Ecke sitzen und mit den dachförmig getragenen Flügeln den Hinterleib

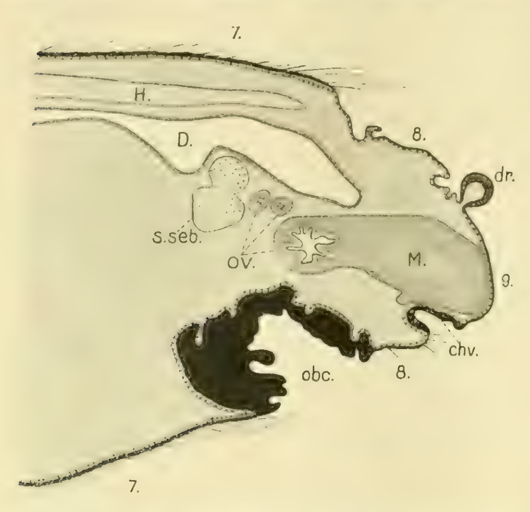
fast völlig verdecken. Als ich jedoch bei der Fixierung einiger Weibchen das Abdomen etwas preßte, sah ich, wie sich auch hier aus der letzten Intersegmentalfalte ein ringartiger Wall hervorstülpte, der besonders an den Seiten weit heraustrat, während er auf dem Rücken sich weniger stark abhob und nach der ventralen Seite zu gänzlich abflachte. Ich konservierte einige Tiere in diesem Zustand, und in der Taf. XIV, Fig. 4 haben wir die Rückenansicht eines solchen weiblichen Verbasci-Abdomens vor uns, bei dem wir den auffälligen Duftring (*dr*) in seiner ganzen Ausdehnung gut überblicken können. Dorsal wird der Ring z. T. bedeckt von dem Hinterrand des 7. Tergiten, der in zwei breite, schildförmige Fortsätze ausläuft, zwischen denen der tiefeingezogene 8. Leibesring nur wenig sichtbar wird. Das 9. Segment ist wiederum mit starken Tastborsten besetzt und die beiden Lam. abdominales klaffen weit auseinander. Zwischen ihnen dehnt sich dorsal eine etwas gefältelte dünne Intersegmentalhaut aus, von der auch der ganze, prall gefüllte Ringwult (*dr*) bedeckt ist.

Dasselbe Abdominalende stellen die Textfig. 5*a* und *b* im Längsschnitt dar, und zwar liegt der Schnitt 5*a* etwa in der Medianebene des Abdomens. Der quergetroffene Duftring (*dr*) hebt sich hier in der Mitte des Rückens nur wenig hervor, trägt jedoch ein deutlich ausgebildetes Drüsenepithel. Die Lage von Enddarm (*D*), Kittdrüsen (*s. seb*) und Vagina (*vag*) mit ihren Ausmündungen ist wieder dieselbe wie bei den vorher beschriebenen Formen. Ventral fallen die enormen Chitinverdickungen auf, die das ganze Orifizium der Bursa copulatrix (*obc*) auskleiden und merkwürdigerweise auch auf der letzten Intersegmentalfalte sich wiederfinden (*chv*), wenn auch in bedeutend schwächerer Ausbildung.



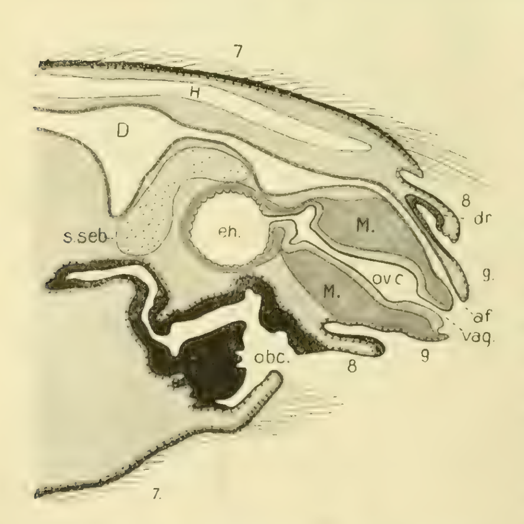
Textfig. 5*a*. Medianer Sagittalschnitt durch das Hinterleibsende eines Cuc. verbasci ♀, mit vorgestülptem Duftring (schem.). Vergr. 24 : 1.

Die Textfig. 5*b* zeigt einen Längsschnitt derselben Schnittserie, jedoch ist dieser mehr seitlich geführt. Hier kommt der weit vorgequollene Duftring (*dr*) im Querschnitt besonders gut zum Ausdruck; ventral hat die Chitinverdickung (*chv*) der letzten Intersegmentalfalte schon etwas abgenommen und verdünnt sich nach den Seiten zu immer mehr, während die darunterliegende Hypodermis im gleichen Maße mehr und mehr drüsigen Charakter annimmt.



Textfig. 5*b*. Seitlich geführter Sagittalschnitt durch das Hinterleibsende eines Cuc. verbasci ♀, mit ausgestülptem Duftring (schem.). Vergr. 24 : 1.

Auf der Textfig. 6 endlich sehen wir einen medianen Längsschnitt durch ein in der Ruhelage fixiertes Abdominalende von Cuc. verbasci L. ♀. Hier ist die letzte Intersegmentalfalte tief unter den 8. Leibesring zurückgezogen, der selbst wieder von der langen, dichten Behaarung des 7. Segments überdeckt wird. Dadurch wird auch hier ein vorzüglicher Abschluß des ganzen Duftorgans gegen die umgebende Luft erzielt und der Duftstoff, solange der Falter ruht, vor allzustarker Verdunstung geschützt. Außerdem bemerken wir auf diesem Schnitt eine ehemals von einem Ei ausgefüllte Erweite-



Textfig. 6. Sagittalschnitt durch das Hinterleibsende eines Cuc. verbasci ♀, mit eingezogenem Duftring (schem.). Vergr. 24 : 1.

rung des Ovidukts (*eh*), deren Wandung eigenartige Riefen und Rillen aufweist. Diese Riefen deuten auf die besondere Struktur des Eies von Cuc. verbasci L. hin, das mit einer großen Anzahl von erhöhten Längsrippen versehen ist, die alle genau in die Vertiefungen der Oviduktwandung eingreifen.

Der einfache Ringwulst bei Cuc. argentea Hufn. und anderen Noktuen.

Wie es sich von vornherein erwarten ließ, fand ich auch bei einer anderen Cucullienart, die ich untersuchte, ganz dieselbe Dufteinrichtung. Es handelte sich um den Silbermönch, Cuc. argentea Hufn., bei dem ebenfalls die Intersegmentalfalte zwischen dem 8. Segment und den Lam. abdominales zu einem fast ganz geschlossenen Duftring umgewandelt ist. Nur ist hier das ganze weibliche Abdomen hinten etwas gedrungener gebaut und die Behaarung noch dichter und länger, so daß äußerlich noch weniger zu erkennen ist. Es dürfte demnach wohl in dieser Eulengattung der Duftring ganz allgemein vorhanden sein, zumal die meisten andern Cucullienarten dem braunen Mönch noch etwas näher stehen, als gerade der Silbermönch.

Endlich fand ich dieses Duftorgan in ganz ähnlicher Ausbildung auch bei einer Eule, die im System weit von der Gattung Cucullia und der großen Unterfamilie der Trifinae entfernt steht, nämlich bei den Weibchen von Polyploca Hb. (Asphalia Hb.) cinerea Goeze (flavicornis auct.) und auch bei einigen Agrotiden war ein Duftring wenigstens andeutungsweise vorhanden. Ich glaubte daraus folgern zu dürfen, daß diese Dufteinrichtung in der ganzen Gruppe der Noctuidae weit verbreitet sei und benutzte diese Beobachtung, um einmal daraufhin einen Falter zu untersuchen, dessen systematische Stellung noch immer etwas zweifelhaft ist, da man nicht recht weiß, ob man ihn besser zu den Eulen oder zu den Spinnern stellen soll. Es ist dies: Colocasia O. (Demas Ctph.) coryli L.

3. Der geschlossene Duftring von Colocasia coryli L.

Colocasia coryli L. ist ein kleiner schwarzbraun und grauweiß gezeichneter Falter, den man im April und Mai häufig an Baumstämmen sitzend finden kann. Er gleicht äußerlich am meisten einer Eule, und zu dieser Familie wurde der Falter bisher auch meistens gerechnet; einige andere Systematiker traten

jedoch dafür ein, daß Col. coryli L. vielmehr der Gruppe der Spinner, und zwar der Lymantriiden, einzureihen sei (Lymantria, Dasychira, Orgyia). Die Raupen der beiden letztgenannten Gattungen faßt man nebst einigen anderen unter dem Namen „Bürstenraupen" zusammen, da sie auf dem Rücken mit einer Reihe aufrechter, dichter Haarbüschel geziert sind, die ihnen das Aussehen einer Bürste geben. In der Tat kann man nun auch die Raupe von Col. coryli L. leicht für die eines solchen Spinners halten, da sie ganz ähnliche Haarbüschel trägt, wie sie für die Bürstenraupen so bezeichend sind. Ferner stimmt am ausgebildeten Falter nach Spuler (45) das Geäder der Flügel sowie die Kopfbildung genau mit den Lymantriiden überein, und alles dies würde also wohl eine Einreihung der Colocasia unter die Spinner rechtfertigen.



Textfig. 7. Sagittalschnitt durch das Hinterleibsende von einem Col. coryli ♀ (schem.). Vergr. 24 : 1.

Weitere anatomische Merkmale hat man, wie es scheint, zur Klärung der Stellung von Col. coryli L. noch nicht herangezogen. Nun ist aber, wie wir sehen werden, gerade bei den Lymantriiden und speziell bei den Formen mit sog. Bürstenraupen (Dasychira Stph. und Orgyia O.) fast überall eine sehr charakteristische dorsale Duftfalte ausgebildet, während andererseits bei den Eulen der intersegmentale Duftring zwischen dem 8. und 9. Abdominalsegment weit verbreitet zu sein scheint. Es lag daher die Vermutung nahe, daß jedenfalls wohl eine der beiden Dufteinrichtungen bei der fraglichen Col. coryli L. ausgebildet sein würde. Je nachdem bei dem Falter also ein Duftring oder eine Duftfalte vorhanden war, mußte danach das Tier mit mehr Wahrscheinlichkeit als Eule oder als Spinner anzuprechen sein.

Ich suchte mir daher im Frühjahr 1912 einige Coryli-Falter, um sie einmal genauer auf die Ausbildung eines Duftorgans hin zu prüfen. Schon bei der Fixierung des ersten Weibchens sah ich denn, wie sich beim Druck auf das Abdomen der von den anderen untersuchten Eulen her bekannte ringartige Wulst zwischen dem 8. und 9. Segment hervorstülpte. Er zeigte im wesentlichen auch genau denselben Bau, nur war er bei Col. coryli auch auf der Ventralseite ausgestülpt, so daß es sich hier um einen vollständig geschlossenen Duftring handelte. Die nach einem medianen Längsschnitt hergestellte Textfig. 7 läßt das recht gut erkennen. Wir sehen sowohl dorsal wie ventral die hervorgestülpte Intersegmentalfalte (*dr*) mit ihrem hohen Drüsenepithel, das in vieler Beziehung dem der anderen Eulen gleicht. Von einer dorsalen intersegmentalen Duftfalte ist dagegen nichts zu bemerken. Auch die mit einer sehr stark verdickten, höckerigen Chitinlage ausgekleidete Bursa cop. (*bc*) erinnert an die der oben abgebildeten Cucullie. Dagegen zeigen die Sacculi sebaceï (*s. seb*) eine so große Ausbildung, wie ich sie sonst nur bei Spinnern angetroffen habe.

Nach der Gestaltung des weiblichen Duftorgans wäre also Col. coryli L. mit ziemlicher Bestimmtheit zu den Eulen zu rechnen, wenn auch manche äußeren Merkmale mehr für ihre Verwandtschaft mit den Lymantriiden zu sprechen scheinen.

Aber auch in dem histologischen Aufbau ist der Duftring von Col. coryli L. demjenigen der Cucullia verbasci L. recht ähnlich, nur sind bei dem braunen Mönch die einzelnen Zellelemente etwas kleiner. Deutlich geht dies aus den Abbildungen Taf. XV, Fig 15 und 16 hervor, die beide in derselben Vergrößerung gezeichnet sind, und von denen Fig. 15 einen Teil des dorsalen Duftringes von Cuc. verbasci L. wiedergibt. während Fig. 16 einen Komplex aus der ventralen Duftfalte von Col. coryli L. zeigt. Bei beiden Faltern haben wir die gleiche Ausbildung der Chitinhaut: Die lamellöse Schicht (*ch: c*) weist eine sehr wechselnde Dicke auf und wird nach außen von einer nur ganz dünnen dunklen Cuticula (*ch: b*) begrenzt, die mit unregelmäßigen Höckern und spitzen Zähnchen besetzt ist. Die Zellen der Hypodermis sind bei Cuc. verbasci L. etwas geschrumpft und zeigen daher in der Mitte eine Verschmälerung, wodurch sich die einzelnen Zellen scharf gegeneinander abgrenzen. Das Protoplasma hat häufig eine dichte, strähnige Struktur, in anderen Zellen jedoch ist es in einer äußerst lebhaften sekre-

torischen Tätigkeit begriffen und völlig aufgelöst in einzelne große und zahlreiche kleinere Vakuolen (*v*), die besonders in der Nähe der Kerne (*dk*) das Plasma häufig nur noch als ein lockeres Maschennetzwerk erscheinen lassen. Die Kerne selbst zeigen in diesen Zellen meistens eine etwas unregelmäßige Form und enthalten verhältnismäßig wenig Chromatin, in dem man einen Nukleolus nicht gut unterscheiden kann. Dagegen sind die Kerne der übrigen, mit strähnigem Plasma ausgefüllten Zellen fast stets dicht mit Chromatin erfüllt und von gleichmäßig ovaler Form. Einen Nukleolus habe ich aber auch hier nicht entdecken können.

Bei Colocasia coryli L. grenzen sich die großen, regelmäßig gestalteten Drüsenzellen der Hypodermis kuppelförmig gegen das Körperinnere ab, und auch in die Chitinschicht greifen sie z. T. weit mit zapfenartigen Papillen ein. Scharf heben sich die riesigen Zellkerne (*dk*) heraus, die einen Durchmesser von 0,02 mm erreichen können. Sie sind noch ausgesprochener als bei Cuc. verbasci L. basal gestellt und von ziemlich verschiedener Gestalt, bald rund, bald oval oder mehr eckig, immer aber äußerst arm an Chromatin, das nur in einer peripheren Zone stärker ausgebildet ist. Ein Nukleolus ist bisweilen zu erkennen, wenn auch nur recht undeutlich. Umgeben werden die Kerne von einem dichten Plasma, das nach dem äußeren Zellende zu allmählich immer mehr von winzigen Sekretbläschen durchsetzt wird, die schließlich zu einzelnen großen Flüssigkeitsvakuolen (*v*) zusammenfließen. In manchen Zellen zieht sich auch eine ganze Kette perlschnurartig aneinandergereihter größerer Vakuolen vom unteren Rande des Kerns durch das dichte Protoplasma bis zum Ende der Zelle. Die Abgrenzung (*zg*) der einzelnen Zellen gegeneinander ist nur in der basalen Hälfte deutlich zu erkennen und verliert sich allmählich immer mehr und mehr, je stärker das dichte Plasma in Vakuolen aufgelöst wird.

C. Die dorsale Duftfalte der Lymantriiden.

Bei der Betrachtung über die systematische Stellung von Col. coryli L. war davon die Rede, daß einer ganzen Anzahl von Arten aus der Spinnergruppe der Lymantriiden eine dorsale Duftfalte eigentümlich ist, die Freiling zuerst bei den flügellosen Weibchen von Orgyia antiqua L. entdeckte und beschrieb, und die er später auch bei Dasychira pudibunda L. wieder-

fand. Dieses dorsale Duftorgan besteht aus einer in viele enge Fältchen gelegten Drüse, zu der die Hypodermis der Intersegmentalfalte zwischen dem 8. und 9. Tergiten umgewandelt ist. Freiling war darauf aufmerksam geworden durch eigentümliche Pumpbewegungen, welche die unbefruchteten Weibchen von Orgyia antiqua L. mit der Legeröhre ausführen. Es werden dabei die letzten Segmente ruckweise abwechselnd weit ausgestreckt und wieder eingezogen, wodurch jedesmal beim Ausstrecken das dünne intersegmentale Chitinhäutchen über der Duftdrüse geglättet wird. Bei starker Lupenvergrößerung konnte Freiling dann auf diesem Häutchen ein verdunstendes Sekret wahrnehmen, das offenbar von der darunterliegenden Duftdrüse herrührte.

Diese auffälligen Pumpbewegungen habe ich nun merkwürdigerweise bei der nahe verwandten Orgyia gonostigma F. niemals wahrnehmen können, obgleich ich eine große Anzahl Männchen und Weibchen längere Zeit in einem luftigen hellen Kasten zusammen hielt und beobachtete. Auch einige andere Lymantriiden, die ich späterhin untersuchte, zeigten sie nicht, obgleich auch bei ihnen das Duftorgan vorhanden war, so z. B. Dasychira pudibunda L., von der auch Freiling nichts darüber erwähnt und ebensowenig Porthesia similis Fuessl. Dagegen konnte ich sie bei Dasychira selenitica Esp. sehr deutlich sehen, und auch die Weibchen von Hypogymna morio L. führten ganz ähnliche Pumpbewegungen aus, wenn auch in einem etwas langsameren Tempo. Ich habe nun alle diese Formen näher untersucht und bei ihnen allen ziemlich die gleichen Verhältnisse angetroffen, die sich im einzelnen jedoch immerhin so viel voneinander unterscheiden, daß man eine Entwicklungsreihe aufstellen kann, die vom einfachen, kräftig entwickelten Epithel zur stark gefalteten Drüse hinführt.

Der äußere Körperbau ist im wesentlichen überall gleich, so daß wir, um einen Überblick zu erhalten, die Beschreibung, wie sie Freiling von einem Org. antiqua-Weibchen gibt, auch auf die übrigen Formen übertragen können. Freiling charakterisiert ihn folgendermaßen:

„Der 7. Abdominalring bewahrt im großen und ganzen noch den Habitus der vorhergehenden Segmente. Nach hinten zu verengt er sich allmählich und umfaßt die mehr nach der ventralen Seite zu gelegenen, weiter differenzierten Endsegmente. Durch seine Cuticula sieht man die großen runden Eier hindurchschimmern, welche die Oberfläche vielfach buckelig auftreiben.

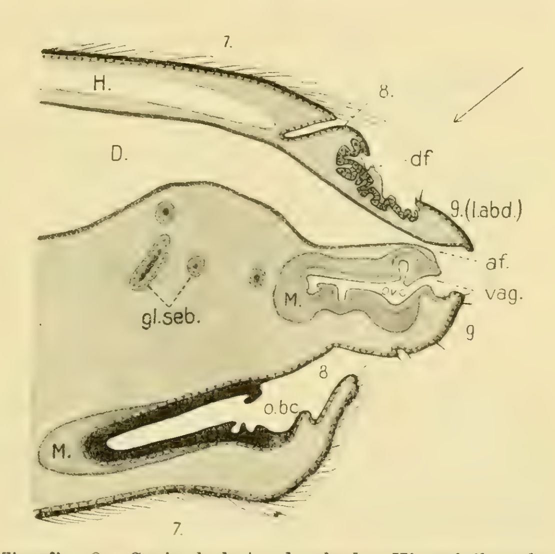
Die beiden letzten Segmente sind stark verkürzt; vor allem ragt das achte nur wenig aus dem vorhergehenden heraus. Ventral bemerkt man nur eine flache, dunkel gefärbte Chitinplatte, die in ihrer Mitte eine etwas hellere Stelle aufweist. Am dorsalen Rand, der nach außen mit einer starken, schwarzbraun gefärbten Chitinspange belegt ist, trägt das 8. Segment längere Sinnesborsten, mit denen das Weibchen sich wahrscheinlich tastend eine günstige Stelle zur Eiablage aussucht. Das Endsegment ragt mit seinen schwarzen Laminae abdominales, die nach oben fest miteinander verwachsen sind, ventral aber eine weite, glockenförmige Öffnung freilassen, schon etwas weiter heraus. Zwischen den Laminae münden, streng getrennt, der Enddarm und der Ovidukt. Dorsal von beiden treffen wir endlich die zu einem Duftorgan umgewandelte und tief eingreifende Intersegmentalfalte zwischen siebentem und achtem Leibesring."

Hier zum Schluß liegt offenbar nur ein Schreibfehler Freilings vor. Aus dem ganzen Zusammenhang, wie auch aus dem späteren Text und den Abbildungen geht klar hervor, daß Freiling nicht wirklich das Duftorgan zwischen den 7. und 8. Leibesring verlegen will, sondern die Intersegmentalfalte zwischen dem 8. und 9. Segment meint.

Um nun eine möglichst klare Vorstellung von der genauen Lage und Ausdehnung des Duftorgans zu erhalten, betrachte man die in Fig. 5, Taf. XIV wiedergegebene Abbildung, bei der wir schräg von oben und hinten auf das Abdominalende blicken (etwa in der Richtung des in Textfig. 8 eingezeichneten Pfeils). Es handelt sich hier um das Abdomen eines Das. pudibunda-Weibchens, da diese Art sich als die geeignetste zur Anfertigung eines solchen Präparates, wie es Tafelfig. 5 darstellt, erwies; schon wegen der erheblicheren Größe und des mehr gestreckten Körperbaues dieser Weibchen, wie auch besonders wegen der weniger langen und dichten Behaarung der letzten Abdominalringe. Es wurden aus einem, in möglichst gestrecktem Zustand konservierten Abdomen von Das. pudibunda L. ♀ alle inneren Organe entfernt, bis auf die dorsale Duftdrüse, und dann das Ganze gefärbt und in Nelkenöl aufgehellt. Wir sehen nun durch die dünne Chitinhaut der letzten Intersegmentalfalte, die stark ausgedehnt ist, das Duftorgan (*df*) deutlich hindurchschimmern. Es ist aus zahllosen kleinen Drüsenfalten zusammengesetzt und erstreckt sich halbmondförmig über den Rücken bis zu den Seiten hinab, wobei es fast die ganze Breite der Intersegmentalfalte einnimmt. Der

schmale Chitinring des 8. Segments ist tief in die vorhergehende Körperfalte eingezogen und an seinem Rand mit den von FREILING erwähnten kurzen Tastborsten besetzt. In noch stärkerer Ausbildung finden sich diese auf den großen Laminae abdominales (*l. abd*), zwischen denen unten die Ausmündung des Enddarmes (*af*) etwas hervorragt.

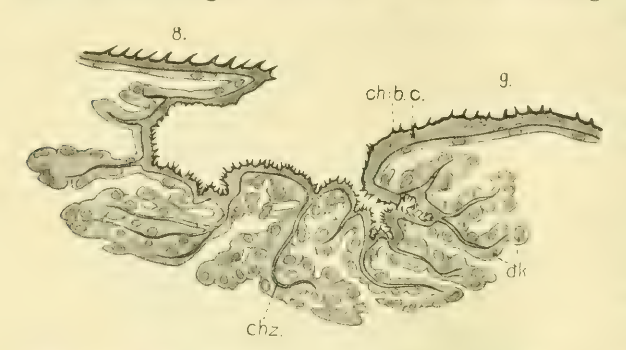
Sehen wir uns nun noch die Lage der inneren Organe und der Duftdrüse im Längsschnitt an, so haben wir auch hier bei allen betrachteten Lymantriiden etwa die gleichen Verhältnisse. Zur Erläuterung diene wiederum ein Sagittalschnitt durch das Hinterleibsende eines Das. pudibunda L.-Weibchens, wie er in Textfig. 8 gegeben ist. Dorsal haben wir zu oberst das Rückengefäß (*H*) längsgeschnitten, und darunter erstreckt sich der Enddarm (*D*) und der Oviductus communis (*ov. c*) mit seiner mächtigen Muskelschicht (*M*). An einigen Stellen sind auch die Kittdrüsen (*gl. seb*) angeschnitten, deren Lumen mit der von ihnen abgesonderten Kittmasse dicht angefüllt ist. Dorsal in der Intersegmentalfalte zwischen dem 8. und 9. Segment erstreckt sich das Duftorgan (*df*). Das Epithel ist hier stark drüsenartig umgebildet und in zahlreiche Falten gelegt, über denen sich das Chitin der bedeutend verbreiterten letzten Abdominalfalte ausspannt. Das Orifizium der Bursa (*o. bc*) ist wieder mit einer dicken Chitinschicht ausgekleidet und von Muskelmassen umgeben. Soweit stimmen also die betrachteten Arten alle fast ganz überein, doch sehen wir uns jetzt die Ausbildung des Duftorgans selbst bei den einzelnen Formen der Reihe nach an, wobei wir von den einfacheren Anlagen zu den komplizierter gestalteten übergehen können.



Textfig. 8. Sagittalschnitt durch das Hinterleibsende eines Das. pudibrunda ♀ (schem.). Vergr. 24 : 1.

a) Porthesia similis Fuessl.

Noch am wenigsten hoch entwickelt ist das Organ bei dem „hellen Goldafter“ oder „Schwan“, Porthesia similis Fuessl. Die zartweißen Weibchen des Schwans sitzen am Tage ziemlich träge an Baumstämmen und Mauern und werden nur gegen Abend etwas lebendiger. Ihr Hinterleib trägt auf dem 7. Segment einen riesigen goldgelben Afterschopf, der aus großen gefiederten Schuppenhaaren besteht, die leicht ausfallen und bei der Eiablage das ganze Gelege mit einem dicken gelben Filz überziehen. Unter diesem Afterschopf verborgen liegt in der letzten Intersegmentalfalte das Duftorgan, von dem wir in der Textfig. 9 einen sagittalen Längsschnitt bei stärkerer Vergrösserung sehen. Die Intersegmentalfalte ist hier, wie es dem ganzen gedrungenen Bau der letzten Abdominalringe entspricht, von geringer Breitenausdehnung senkt sich aber ziemlich tief ein und ist mit vielen kleineren Aus- und Einbuchtungen versehen. Ihre Chitinbedeckung ist etwas weniger stark als auf dem 8. und 9. Tergiten selbst. Sie besteht wiederum aus den schon mehrfach erwähnten beiden lamellösen Schichten, der dunkelgefärbten Außenzone (*ch* : *b*) und der farblosen Innenschicht (*ch* : *c*). Nach außen ist das Chitin über der Duftfalte dicht mit winzigen Chitinhöckern oder -stacheln übersät, die sich in ähnlicher Ausbildung, nur größer und vereinzelter auf dem 9. Tergiten wiederfinden, während der 8. Tergit mehr regelmäßige, große Chitinzähne trägt. Nach innen zu dagegen bildet das Chitin der Duftfalte lange feine Ausläufer (*ch z*), die weit in das Innere reichen und gewissermaßen ein festes, elastisches Gerüst für die Duftdrüse abgeben. Diese Duftdrüse besteht nun aus großen Drüsenzellen zu denen das niedrige Plattenepithel der Hypodermis umgewandelt ist. Der Übergang von der flachen Hypodermis unter dem Tergiten zu den hohen Drüsenzellen der Duftfalte ist ganz unmittelbar. Und so stark



Textfig. 9. Die dorsale Duftdrüse von Porth. similis ♀ im Längsschnitt. Vergr. 252 : 1.

haben sich die einzelnen Zellen hier ausgedehnt und vergrößert, daß sich die ganze Hypodermis, um Platz zu gewinnen, in Falten legen und vielfach tief nach innen einbuchten mußte. Das in die Drüse verlagerte Drüsenepithel dieser Falten fuhr fort, ganz wie an der Oberfläche, Chitin abzuscheiden und die Folge ist, daß die Falten erfüllt sind von Chitinlamellen, um welche sich die enganliegenden Drüsenzellen regelrecht gruppieren. Eigentliche Zellgrenzen sind in dem Drüsenorgan nirgends genau zu erkennen, jedoch kommen dieselben äußerlich dadurch sichtbar zum Ausdruck, daß jede einzelne Zelle kuppelartig gegen das Körperinnere vorspringt und durch eine tiefe Einkerbung von der nächsten Zelle getrennt ist. In den Ausbuchtungen lagert fast regelmäßig der große ovale Kern (*dk*), der ein feinkörniges, ziemlich spärliches Chromatin enthält und zuweilen einen von heller Kernsubstanz umgebenen Nukleolus in der Mitte trägt. Das Zellplasma läßt an manchen Stellen in der Nähe des Chitins eine ganz feine Vakuolisierung erkennen, die jedoch nur bei Anwendung von Immersion sichtbar wird, und daher bei dieser schwächeren Vergrößerung nicht mehr zum Ausdruck gebracht werden konnte.

b) Hypogymna morio L.

In mancher Hinsicht noch einfacher gebaut als beim Goldafter ist die Duftdrüse von Hypogymna morio L., bei der jedoch andererseits einige Merkmale schon mehr an die Ausbildung der Duftfalte bei den Dasychira- und Orgyia-Arten erinnern. Hyp. morio L. kommt in Deutschland selbst nur im äußersten Südosten vor, dagegen muß dieser Falter in Österreich stellenweise recht häufig sein, und ich ließ mir daher aus Bosnien eine Anzahl Raupen und Puppen zuschicken. Die Weibchen des kleinen Spinners haben rückgebildete Flügel, die nur etwa die halbe Körperlänge des Falters erreichen; es sind plumpe graugelbe Tiere mit einem unförmigen Hinterleib, der mit Eiern dicht vollgepfropft ist und an den letzten Segmenten eine feine, weißliche Afterwolle trägt, mit der auch hier die abgelegten Eier zugedeckt werden. Diese weiblichen Tiere sind infolge ihrer Körperform unglaublich träge und unbeholfen; meist rühren sie sich, so lange sie leben, nicht vom Fleck und ihr einziges Lebenszeichen besteht dann in den oben erwähnten Pumpbewegungen, die sie mit der Spitze des Hinterleibes ausführen. Es werden dabei ziemlich langsam die beiden letzten Segmente ausgestreckt,

darauf gemächlich einige Male im Kreise herumgeführt und endlich wieder eingezogen, worauf das Spiel von neuem beginnt. Unter dem binokularen Mikroskop konnte ich dabei feststellen, wie sich die dorsale Duftfalte dabei glättet und von Spuren eines feuchten Sekretes bedeckt ist.

Diese Duftfalte finden wir nun auf dem sagittalen Längsschnitt in der Textfig. 10 wieder, die in derselben Vergrößerung wie jene von Porth. similis hergestellt ist. Obgleich das Morio-Weibchen kleiner ist als das des Goldafters, zeigt doch seine Duftfalte eine erheblich größere Breitenausdehnung, wozu allerdings der gestrecktere Körperbau dieser Art etwas beiträgt. Das Chitin über der Duftfalte ist fast dicker als auf den Seg-



Textfig. 10. Sagittalschnitt durch die dorsale Duftdrüse von Hyp. morio ♀. Vergr. 252 : 1.

menten selbst; es besteht aber auch hier nur aus einer farblosen Lamellenschicht (*ch:c*), deren blaugefärbte äußere Zone (*ch:b*) sehr dünn ist und eine außerordentlich höckerige und unregelmäßige Oberfläche zeigt. Nur bei dem Übergang zum 9. Tergiten wird diese dunkle Cuticula dicker und dicker und verdrängt schließlich die farblose Schicht vollständig. Der Innenrand des Chitins läuft wieder an vielen Stellen in besondere Chitinbänder (*chz*) aus, die aber hier etwas breiter und massiger sind als beim Schwan und auch weniger lang. Die Duftdrüse selbst macht auf den ersten Blick nur den Eindruck eines stark erhöhten Zylinderepithels von drüsigem Charakter, aus dem sie auch offenbar hervorgegangen ist. Bei genauerem Zusehen bemerkt man jedoch, daß auch hier die Umwandlung der Hypodermiszellen zu großen Drüsenzellen eine feine Fältelung der

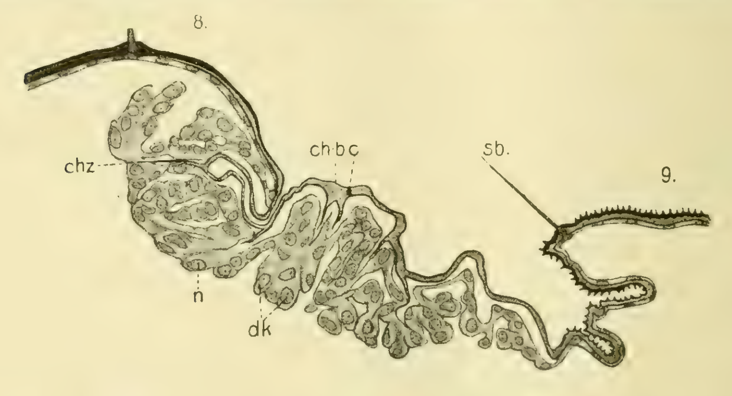
ganzen Duftanlage zur Folge gehabt hat, die an einzelnen Stellen so weit geht, daß sich hier die Hypodermis von der Chitinschicht und deren Ausläufern (*chz*) völlig abgehoben hat, so daß dazwischen ein freier Raum entsteht. Nach außen grenzen sich die Zellen auch hier, wie beim Goldafter und bei allen später zu besprechenden Lymantriiden, mit kuppelförmigen Erhebungen ab, die freilich bei Hyp. morio L. nicht immer weit vorspringen, aber doch stets durch die Lage eines Kerns deutlich markiert sind. Die meist oval gestalteten oder in der Mitte etwas eingeschnürten Kerne (*dk*) enthalten ein sehr feinkörniges Chromatin, das nur recht spärlich vorhanden ist, so daß beim Differenzieren der Schnitte nach der Färbung leicht der ganze Farbstoff aus dem Kern verschwindet. Dagegen bildet die Kernhaut stets eine scharfe Kontur, und häufig ist auch ein Nukleolus sichtbar. Das Plasma zeigt eine lockere, strähnige Struktur, und bei einigen der untersuchten Falter konnte ich auch eine schwache Vakuolisierung desselben deutlich erkennen.

c) Dasychira pudibunda L.

Auf der nächst höheren Stufe in der Entwicklung der Duftfalte steht das Weibchen des Streckfußes, Dasychira pudibunda L., bei dem schon von Freiling die Duftdrüse aufgefunden wurde. Obgleich ich nun reichliche Gelegenheit hatte, das Verhalten dieses Falters näher zu beobachten, habe ich doch, wie oben erwähnt, bei ihm niemals jene Pumpbewegungen mit der Spitze des Abdomens wahrnehmen können, die gerade bei diesem großen Spinner recht auffällig hätten sein müssen. Gleichwohl ist beim Streckfuß die Duftdrüse schon hoch entwickelt. Wir sahen sie auf dem Übersichtsbild Taf. XIV, Fig. 5, sowie auf dem schematisierten Längsschnitt in der Textfig. 8 und haben nun in Textfig. 11 einen Sagittalschnitt durch die Duftdrüse allein vor uns, der nicht ganz so stark vergrößert ist, wie die entsprechenden Abbildungen Textfigg. 9 und 10, da bei der bedeutenden Körpergröße des Streckfußes die Zeichnung im gleichen Maßstabe zu groß ausgefallen wäre.

Am stärksten ist hier die Duftdrüse unter dem proximalen Teil der letzten Intersegmentalfalte ausgebildet. Sie wird von einer dünnen, lamellösen Chitinschicht bedeckt, die ziemlich gestreckt verläuft und sich weniger tief als bei Porth. similis und Hyp. morio nach innen einbuchtet. Die dunkelgefärbte Außenzone (*ch : b*) ist äußerst fein, nimmt aber beim Übergang der

Falte in den 8. und 9. Tergiten immer mehr an Dicke zu, während die Lamellenschicht (*ch:c*) im gleichen Maße verschwindet. Ihre Oberfläche ist fast vollständig glatt, nur am distalen Teil der Falte beginnt eine Bestachelung mit kleinen Chitinhöckern, die sich bis auf den 9. Tergiten fortsetzt. Unter diesem rauhen Abschnitt der Intersegmentalfalte ist die Hypodermis noch unverändert flächenhaft ausgebildet; erst allmählich werden die Zellen größer und höher und nehmen drüsigen Charakter an, wodurch sie dann schließlich zu der großen, unregelmäßig gewundenen und gefalteten Duftdrüse Veranlassung geben, die uns die Abbildungen zeigen. Die Hypodermis hebt sich dabei fast überall von der Chitinwand ab,



Textfig. 11. Sagittalschnitt durch die dorsale Duftdrüse eines Das. pudibunda ♀. Vergr. 132 : 1.

und auch die wenigen, ziemlich kurzen Chitinzapfen (*chz*), die vom Innenrand der Falte zwischen die Drüsenwindungen greifen, stehen nur noch stellenweise mit den großen Drüsenzellen des Duftorgans im Zusammenhang. Die Struktur des Plasmas und die Abgrenzung der einzelnen Zellen ist wieder dieselbe wie bei den vorher besprochenen Lymantriiden, dagegen erreichen die Kerne hier eine viel bedeutendere Größe, auch im Verhältnis zur relativen Größe des Falters. Auf der Abbildung erscheinen sie daher trotz der schwächeren Vergrößerung doch noch umfangreicher als bei Porth. similis und Hyp. morio. Sie sind dicht von einem feinkörnigen Chromatin erfüllt und lassen häufig einen Nukleolus (*n*) scharf hervortreten, der von einer hellen Zone ringförmig umgeben ist.

d) Dasychira fascelina L.

Fast genau so, wie wir es eben bei dem Pudibunda-Weibchen sahen, ist auch die Duftdrüse von Dasychira fascelina L. ge-

gestaltet. Wenn auch vielleicht die einzelnen großen Falten und Windungen des Organs etwas regelmäßiger liegen, so variiert dies doch bei den verschiedenen Individuen beider Arten so sehr, daß man darauf keine wesentlichen Unterschiede begründen kann. Ich will daher hier von einer besonderen Schilderung der Duftfalte von Dasychira fascelina L. absehen.

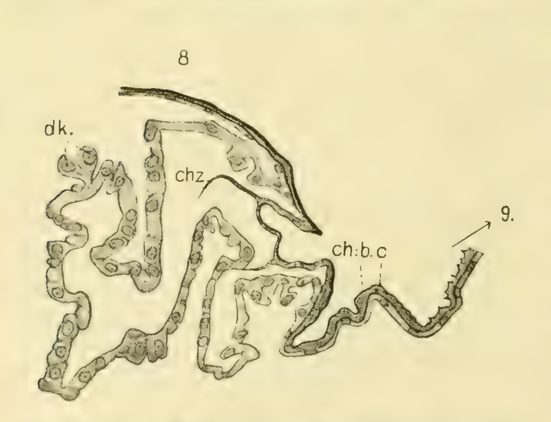
e) Dasychira selenitica Esp.

Obwohl ich schon bei zwei Arten der Gattung Dasychira Stph. eine ziemlich genaue Übereinstimmung in der Gestalt der Duftdrüse angetroffen hatte, untersuchte ich dennoch auch die Spezies Das. selenitica Esp. näher, da gerade diese Art in mancher Beziehung schon etwas zur Gattung Orgyia O. hinneigt und ich daher vermuten konnte, daß hier auch vielleicht das Duftorgan eine gewisse Mittelstellung zwischen beiden Gattungen einnehmen würde. Das Weibchen ist zwar noch mit völlig entwickelten Flügeln ausgestattet und gleicht äußerlich ganz und gar den übrigen Dasychira-Weibchen, dagegen erinnert das Männchen mit seiner verhältnismäßig breiten, hohen Flügelform viel mehr an die Orgyia-Männchen. Es ist nicht immer leicht, von diesem Spinner lebendes Material zu bekommen, da die Raupen schwierig zu überwintern sind und auch im Freien während des Winters der größte Teil von ihnen zugrunde geht. Trotzdem erhielt ich aber im Frühjahr 1912 einige Falter, die ich zur Untersuchung verwenden konnte. Die Tiere schlüpfen gewöhnlich morgens gegen 7 Uhr oder noch früher; nach etwa 45 Minuten sind die Flügel ausgewachsen und erhärtet, und nach abermals $^3/_4$ Stunden scheint die Zeit einzusetzen, wo die Weibchen den Anflug von Männchen erwarten. Von diesem Zeitpunkt an beginnen sie nämlich jene oben geschilderten Pumpbewegungen mit der Hinterleibsspitze auszuführen, durch welche die Duftfalte ausgestreckt und mit der äußeren Luft in Berührung gebracht wird, während sie sonst unter einem dichten Afterschopf verborgen liegt. Dieses Spiel dauert, wenn das Weibchen unbefruchtet bleibt, unverändert fort, tagelang, immer mit der gleichen Schnelligkeit, bis es sich endlich nach und nach verlangsamt, worauf meist auch bald der Tod des Falters eintritt. Man kann daher gerade bei Das. selenitica Esp. diese Bewegungen sehr gut verfolgen, zumal die Tiere sich auch durch äußere Eingriffe meist nur auf kurze Zeit stören lassen.

Bei der näheren Untersuchung der Duftdrüse selbst fand ich nun, daß diese tatsächlich weit mehr noch, als ich es vermutet hatte, dem Duftorgan der Gattung Orgyia O. entspricht. Statt der vielen gleichmäßigen Falten in der langgestreckten Duftdrüse, die wir bei Das. fascelina L. und pudibunda L. kennen lernten, haben wir hier ein verhältnismäßig schmales Duftorgan, das sich mit wenigen, sehr großen Ausbuchtungen weit von der äußeren Chitinhaut abhebt. Es ähnelt darin so vollkommen dem Duftorgan von Orgyia gonostigma F., daß wir, um eine Wiederholung zu vermeiden, auf eine besondere Abbildung und Beschreibung hier verzichten können und gleich zur Betrachtung der letzten Lymantriide übergehen.

f) Orgyia gonostigma F.

Die Weibchen von Org. gonostigma F. unterscheiden sich von den sehr nahestehenden Antiqua-Weibchen, die Freiling zur Untersuchung verwandte, durch die dunklere schwarzgraue Färbung und etwas bedeutendere Körpergröße. Im übrigen bildet auch bei Org. gonostigma F. der weibliche Falter eigentlich nur einen großen unförmigen Eiersack, an dessen vorderem Abschnitt die winzigen Flügelrudimente sowie die kleinen Extremitäten kaum zu sehen sind. Die Tiere sind daher ungeheuer träge und bringen ihr ganzes Leben auf dem Gespinst zu, das ehemals ihre Puppe beherbergte und auf welches sie schließlich auch die Eier ablegen. Bei ihnen ist das Duftorgan am weitesten umgestaltet worden; wir sehen davon in der Textfig. 12 wieder einen medianen Längsschnitt, der in der gleichen Vergrößerung wie die Textfigg. 9 und 10 gehalten ist. Hier ist die dünne Chitinhaut, von



Textfig. 12. Medianer Sagittalschnitt durch die dorsale Duftdrüse eines Org. gonostigma ♀. Vergr. 252 : 1.

der die Falte überdeckt wird, nur sehr schmal und wenig eingebuchtet und folgt den Windungen der Duftdrüse fast gar nicht mehr. Ihre Oberfläche ist, wie bei den Dasychira-Arten, ziemlich glatt und wird nur nach dem 9. Tergiten zu stacheliger. Nach innen bildet die Chitinschicht nur wenige, ganz unbedeutende Ausläufer (*chz*), die schon auf Jugendstadien von anliegendem Drüsenepithel abgeschieden wurden, sich jetzt aber weit abgehoben haben und mit der Hypodermis fast nirgends mehr in Zusammenhang stehen. Merkwürdigerweise erwähnt FREILING bei der Beschreibung von Org. antiqua L. und Das. pudibunda L., daß es hier über der Duftdrüse „nicht zur Ausbildung einer dicken Cuticula wie bei den übrigen Intersegmentalfalten gekommen" sei, und fährt dann fort: „Denn während wir an den Übergangsstellen in die äußere Chitinhaut immer eine aus zwei Schichten bestehende Cuticula vorfinden, nämlich eine äußere harte, braungelb gefärbte und eine innere farblose, aber dickere Chitinschicht, fallen diese über der Duftfalte vollkommen fort. Bei Immersion sieht man höchstens ein dünnes, wahrscheinlich aber äußerst elastisches Häutchen über der Falte ausgespannt." Im Gegensatz dazu habe ich bei allen Lymantriiden, die ich untersuchte — also auch bei Das. pudibunda L. und bei der Gattung Orgyia O. — eine dicke, lamellöse Chitinschicht auch in der Falte über dem Duftorgan vorgefunden, genau wie bei allen übrigen Intersegmentalfalten des Abdomens.

Die Hypodermis der Duftfalte stülpt sich bei Org. gonostigma F. in wenigen großen unregelmäßigen Windungen tief nach innen ein, so daß ein breiter Hohlraum zwischen ihr und der äußeren Chitinhaut entsteht, der beim lebenden Tier möglicherweise mit dem verdunstenden Duftstoff angefüllt ist. Ich fand zuweilen darin, sowohl bei Org. gonostigma F. wie auch bei Das. selenitica Esp., geringe Reste irgend einer Substanz, die sich nicht näher bestimmen ließ, die aber vielleicht als zurückgebliebene Bestandteile des Duftsekretes gedeutet werden können. Die Hauptmasse desselben war wohl stets schon durch die Fixierungsflüssigkeiten ausgelaugt worden. Auf den Abbildungen, die FREILING von der gleichen Duftdrüse bei Org. antiqua L. gibt, ist dieser Raum stets angefüllt von einer protoplasmatischen Grundmasse, die von perlschnurartig aneinandergereihten Vakuolen durchsetzt ist. Eine derartige Ausbildung habe ich bei Org. gonostigma F. nie beobachten können; ich vermutete daher anfangs, daß bei den von mir zuerst untersuchten Tieren viel-

leicht schon eine Schrumpfung und Verkleinerung der Drüsenzellen eingetreten wäre, da ich diese Weibchen erst abgetötet hatte, nachdem sie mehrere Tage gelebt hatten und in dieser Zeit sicherlich schon ein starker Verbrauch des Duftsekretes stattgefunden haben mußte. Indessen als ich jetzt Tiere auswählte, die schon wenige Minuten nach dem Schlüpfen fixiert worden waren, ergab sich stets nur immer dasselbe Bild. Auch bei Das. selenitica Esp. und pudibunda L., wo ich ebenfalls sowohl ganz alte wie frischgeschlüpfte ♀♀ zur Untersuchung verwandte, konnte ich niemals eine vom Alter abhängige, verschiedene Ausbildung der Duftdrüsenzellen feststellen. Die Duftdrüse wird ja auch beim lebenden Falter so innig von Blutflüssigkeit umspült, daß hier für eine ausgiebige Ernährung der Zellen wohl hinreichend gesorgt ist. Eine Begrenzung der einzelnen Zellen ist bei Org. gonostigma F. nur schwach angedeutet, immerhin kann man sie aber an den Ausbuchtungen des Drüsenepithels ungefähr erkennen. Die meist runden oder ovalen Kerne enthalten ein ziemlich grobes, spärliches Chromatin, das häufig peripher angeordnet ist, während der Nukleolus in der Mitte liegt.

Wir sehen also, wie sich bei den eben betrachteten Lymantriiden-Arten aus einer einfachen Duftfalte, die in ihrer ursprünglichsten Form nicht viel mehr als ein stark erhöhtes Drüsenepithel aufweist, eine komplizierte, vielfach gewundene Duftdrüse herausgebildet hat, die nun ein hochentwickeltes Duftorgan darstellt. Und zwar hat es bei oberflächlicher Betrachtung den Anschein, als ob diejenigen Weibchen, die am wenigsten bewegungsfähig sind, auch die am besten ausgebildete Dufteinrichtung besäßen, während bei den flugkräftigen Faltern ein einfacheres Organ ausreicht. Das ist jedoch tatsächlich nicht der Fall. Allerdings auf die flügellosen Orgyia-Weibchen trifft es ja zu, bei ihnen ist die dorsale Duftfalte am besten entwickelt, und sie sind wohl nächst den Psychiden ♀♀ die unbeholfensten Falter, die es gibt. So konnte ich kürzlich beobachten, daß die weiblichen Tiere von Org. ericae Germ. überhaupt nicht mehr das Innere ihres Gespinstes verlassen, sondern nur die letzten beiden Abdominalringe mit der Duftfalte aus der eigentlichen Schlüpföffnung des Cocons herausstrecken und so den Anflug von Männchen erwarten. Aber eben dieselbe hochentwickelte Duftdrüse ist auch den Weibchen von Das. selenitica Esp. eigentümlich, obwohl sie im Besitz

gut ausgebildeter Flügel sind und viel beweglicher als z. B. die nur mit Flügelstummeln versehenen Morio-Weibchen, bei denen wir eine verhältnismäßig recht einfach gebaute Duftfalte antreffen.

Wie weit nun die dorsale Duftfalte in der Familie der Lymantriiden überhaupt verbreitet ist, kann ich nicht genauer angeben, da die Beschaffung der z. T. seltenen Falter im lebenden Zustand recht schwierig ist und eine genauere Untersuchung zugunsten anderer Formen zurückgesetzt werden mußte. Bei Stilpnotia salicis L. scheint sie jedoch nicht mehr vorhanden zu sein, da Freiling diese Art untersucht hat und bei ihr zwar eine Ausbildung von Duftbüscheln auf dem Afterfeld vorfand, aber von der dorsalen Duftfalte nichts erwähnt, die ihm doch sicherlich auch hier aufgefallen wäre.

Auch bei der gemeinen Nonne, Lymantria monacha L., habe ich vergeblich nach diesem charakteristischen Duftorgan gesucht. Wer einmal ein Nonnenweibchen von einem Baumstamm abgenommen hat, dem wird wohl der eigenartig lange Legestachel aufgefallen sein, den das Tier bei der Berührung aus der Abdominalspitze heraustreibt. Ich hielt es nun für nicht ausgeschlossen, daß hier unter der außerordentlich stark verbreiterten letzten Intersegmentalfalte eine besonders umgestaltete dorsale Duftdrüse läge und untersuchte daraufhin diese letzten Abdominalsegmente einiger Nonnenweibchen. Es zeigte sich jedoch, daß hier nirgends eine Bildung vorhanden ist, die an die Duftdrüse der andern Lymantriiden erinnern könnte oder überhaupt auf ein Duftorgan schließen ließe[1]). Die ganze Einrichtung stellt vielmehr nur eine äußerst lange, spitzausgezogene Legeröhre dar, mit der die weiblichen Falter ihre Eier tief in die feinsten Ritzen der Borke ablegen können. Man findet daher im Frühjahr oft die Baumstämme bedeckt mit jungen, eben geschlüpften Nonnenraupen, ohne daß man in deren Nähe auch nur ein einziges Ei erblicken könnte.

---

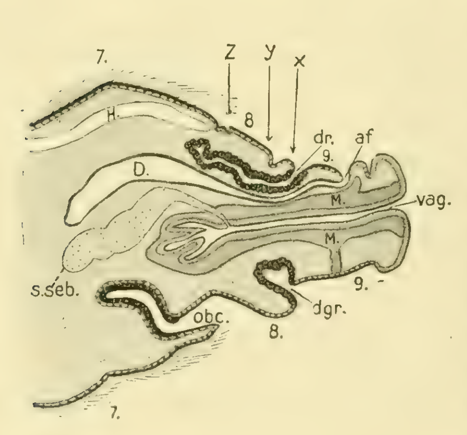
[1]) Anhangsweise sei hier erwähnt, daß wir einen ähnlich langen Ovipositor auch bei vielen Spannern vorfinden, so besonders bei den großen Weibchen der Gattung Biston Leach., von denen ich daher Biston stratarius Hufn. und hirtarius Cl. genauer auf Schnitten untersuchte. Aber auch hier fand ich nirgends eine Andeutung von einer Duftanlage vor.

D. Intersegmentale Duftsäcke.

I. In der letzten Abdominalfalte.

1. Die dorsalen Duftröhren und die ventralen Duftgruben bei Hypocrita Hb. (Euchelia B.) iacobaeae L. und Callimorpha dominula L.

Ein ziemlich kompliziertes und eigenartig gestaltetes Duftorgan habe ich bei Hypocrita iacobaeae L., einem kleinen Bären, angetroffen. Äußerlich ist von einem Duftorgan bei diesem Spinner nichts zu bemerken, da dasselbe völlig nach innen verlagert ist und auch nie, soweit ich dies an meinem reichlichen Material habe beobachten können, nach außen ausgestülpt wird. Um daher der abdominalen Dufteinrichtung der weiblichen Falter auf die Spur zu kommen, mußte ich schon auf Schnittserien die Hinterleiber näher untersuchen, und in der Textfig. 13 sehen wir einen solchen sagittalen Längsschnitt, der uns die Verhältnisse gut überschauen läßt. Die letzte Abdominalfalte stülpt sich dorsal tief zu einem engen, etwas gewundenen Rohr (*dr*) ein, dessen auskleidende Hypodermis aus großen Drüsenzellen besteht, die sich nach dem Körperinnern zu kuppelartig abgrenzen. Die Chitinwandung dieser intersegmentalen Duftröhre ist nur dünn, aber über und über mit kurzen Stacheln bedeckt, die fast das ganze Lumen der Röhre ausfüllen. Ganz ähnlich ist die Dufteinrichtung auf der Ventralseite ausgebildet, nur ist hier die Intersegmentaleinstülpung (*d gr*) bedeutend flacher und breiter angelegt und reicht lange nicht so tief ins Innere. Im übrigen finden wir wieder dieselbe Anordnung der inneren Organe, wie bei allen bisher betrachteten Arten. Die Mündung des Enddarms (*af*) liegt auf der Abbildung scheinbar dorsal; dies rührt



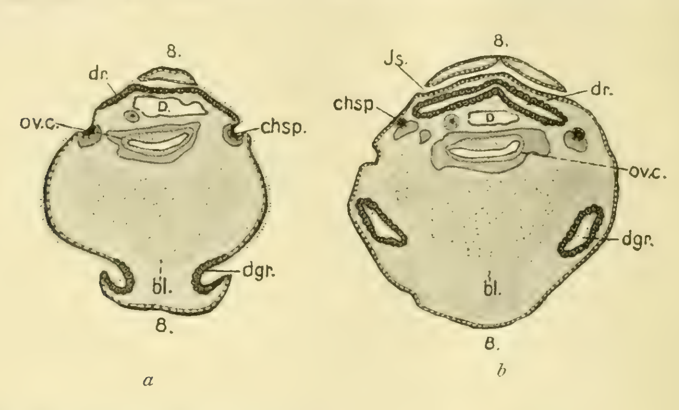
Textfig. 13. Sagittalschnitt durch das Hinterleibsende eines Hyp. iacobaeae ♀ (schem.). Vergr. 24 : 1.

jedoch nur daher, daß bei der Fixierung das Abdomen stark gepreßt wurde, wodurch ein Teil der muskulösen Vagina (*vag*) sich nach außen umstülpte und die Mündung des Darms nach der dorsalen Seite hin verschob.

Um jedoch den Bau des komplizierten Duftorgans erst völlig richtig verstehen zu können, müssen wir jetzt das plastische Übersichtsbild Taf. XIV, Fig. 6 zu Hilfe nehmen. Diese Abbildung ist nach einem in gestrecktem Zustand konservierten Abdomen eines Jacobaeae-Weibchens angefertigt. Die Lage des äußerlich nicht sichtbaren Duftorgans dagegen wurde nach einem Präparat eingetragen, das durch Auskochen mit Kalilauge durchsichtig gemacht worden war, so daß man den Verlauf der Duftsäcke gut erkennen konnte. Das Abdomen spitzt sich mit dem 7. Segment plötzlich stark nach hinten zu. Das 8. Segment wird von einem schmalen, engen Chitinring gebildet, der in der Regel ganz eingezogen ist und nur an den Seiten, wo der Hinterrand des 7. Leibesringes einen Einschnitt zeigt, z. T. sichtbar wird. Zwischen ihm und den dicht mit Borsten besetzten Laminae abdominales (*l. abd*) stülpt sich dorsal die Intersegmentalfalte zu zwei mit gemeinsamer Mündung versehenen, fingerförmigen Säcken (*ds*) ein, die tief in das Körperinnere ragen und sich bis etwa unter die Mitte des 7. Segments erstrecken. Der breite trichterförmige Eingang eines jeden der beiden Säcke verengt sich dabei allmählich zu einer engen Röhre, die sich an ihrem Ende noch einmal in zwei kurze, dorsoventral gerichtete Äste gabelt. In der oben besprochenen Textfig. 13 sind dieselben noch z. T. angeschnitten, und auch auf Querschnitten ließen sie sich gut verfolgen. Die Lage der ventralen Duftgruben konnte in der Fig. 6, Taf. XIV nicht mehr zum Ausdruck gebracht werden, sie ergibt sich aus den Querschnitten, die in den Textfigg. 14 *a*, *b*, *c* dargestellt sind, und die wir nun der Reihe nach betrachten wollen.

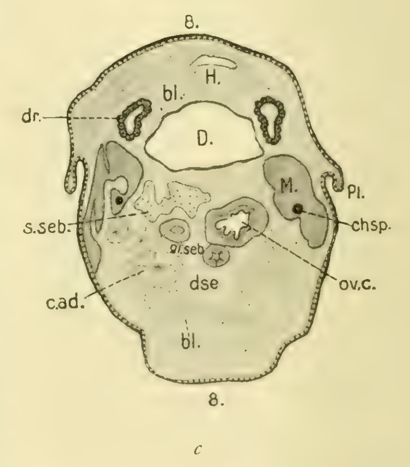
Der erste Querschnitt (Textfig. 14*a*) liegt etwa an der mit *x* bezeichneten Stelle in der Textfig. 13, d. h. gerade in der Intersegmentalfalte zwischen dem 8. und 9. Segment. Dorsal ist die Rückenschuppe des 8. Tergiten noch etwas angeschnitten, darunter sehen wir die durch ein besonderes Drüsenepithel (*dr*) ausgezeichnete, gemeinsame Ausmündung der dorsalen Duftsäcke; die ventralen Duftgruben (*dgr*) dagegen münden in zwei getrennt verlaufende, rillenartige Vertiefungen der Intersegmentalfalte aus, die hier quer angeschnitten sind.

Der zweite Querschnitt (14*b*), der etwa bei *y* geführt zu denken ist, zeigt die Stelle, wo sich die Ausmündung des dorsalen Duftorgans in zwei röhrenartige Säcke (*dr*) gabelt, die tief in das Innere des Körpers hineinreichen. Auch ventral haben sich die bei 14*a* sichtbaren Rillen zu zwei geschlossenen Röhren



in das Körperinnere eingesenkt, die aber mehr seitlich verlaufen und bald ein Ende nehmen.

Auf dem letzten Querschnitt 14*c* sind daher diese flacheren ventralen Duftgruben nicht mehr getroffen, während wir dorsal die jetzt völlig getrennt verlaufenden Duftsäcke (*dr*) quergeschnitten wiederfinden, stets leicht kenntlich durch ihr charakteristisches Drüsenepithel und die dichte Chitinbestachelung. Von andern Organen finden wir auf diesem Querschnitt getroffen: dorsal das Herz (*H*), das von Blutflüssigkeit (*bl*) umspült wird, darunter das mächtige Lumen des Enddarmes (*D*), sowie einen Teil des Kittsackes (*s. seb*) und der eigentlichen Kittdrüsen (*gl. seb*). Dicht unter dem Ovidukt (*ov. c*) ist der Ductus seminalis (*d. se*) angeschnitten, der meist durch seinen sternförmigen Querschnitt auffällt.



Textfig. 14*a*, *b*, *c*. Querschnitte durch das Hinterleibsende eines Hyp. iacobaeae ♀ (schem.). Vergr. 43 : 1.

Außerdem finden wir das Abdomen erfüllt von den großen Fettballen des Corpus adiposum (*c. ad*). Seitlich, in der Nähe der

Pleuren (*Pl*), liegen die starken Intersegmentalmuskeln (*M*), die zum Einziehen des Abdomens dienen und sich an tief in das Innere reichenden Chitinleisten (*chsp*) anheften. Wenn nun der Falter durch Kontraktion dieser Muskeln die letzten Segmente einzieht, so bewirkt er dadurch einen vortrefflichen Abschluß der Duftsäcke nach außen hin, deren Mündung dann völlig von der dichten Behaarung des 7. Segments überdeckt wird. In Fig. 6, Taf. XIV konnten diese Haare nur schwach angedeutet werden, da sich sonst der Verlauf der Duftsäcke nicht hätte eintragen lassen.

Wie oben erwähnt, habe ich nie beobachten können, daß bei den weiblichen Faltern von Hyp. iacobaeae L. die großen Duftsäcke zur Anlockung der Männchen irdendwie äußerlich sichtbar in Funktion treten. Ich glaube auch nicht, daß es dem Falter möglich ist, diese doch recht engen Röhren nach außen etwa durch Blutdruck völlig umzustülpen. Vielmehr muß man wohl annehmen, daß bei ausgestrecktem Abdomen die breite, trichterförmige Ausmündung der Duftsäcke eine genügend starke Verdunstung des Duftstoffes zuläßt, wozu möglicherweise die enorme Vergrößerung der Oberfläche durch die sehr dichte Chitinbestachelung beiträgt.

Eigenartig, wie der ganze äußere Aufbau des Duftorgans von Hyp. iacobaeae L., ist auch die histologische Struktur, die wir in Fig. 17, Taf. XV sehen. Hier, bei starker Vergrößerung erkennt man erst wirklich, wie ungeheuer dicht das Chitin über den Duftdrüsen mit Stacheln besetzt ist, die kreuz und quer durcheinander ragen und wie ein Wald von langen, scharfen Spitzen emporstarren. Sie werden in der Hauptsache von der dunkelgefärbten äußeren Chitinschicht (*ch: b*) gebildet, die ziemlich stark entwickelt ist und nur wenig dünner, als die hier verhältnismäßig schwache Lamellenschicht (*ch: c*). Die Hypodermis besteht aus lauter einzelnen großen Drüsenzellen von etwa becher- oder fingerhutförmiger Gestalt, die nur noch an ihrem oberen Teil miteinander verbunden sind und hier eine zusammenhängende Grenzschicht gegen das Chitin hin bilden. Dagegen springt das halbkreisförmig abgerundete Basalende einer jeden Zelle frei in das Körperinnere vor, so daß das Drüsenepithel im ganzen eine Schicht kuppelartiger Ausbuchtungen bildet. Fast stets genau in der Mitte liegt der große runde Kern (*dk*), dicht erfüllt von Chromatin und mit scharfer Kontur gegen das Plasma abgegrenzt, In einem Falle konnte ich auch in einer einzigen Zelle zwei Kerne

beobachten, die beide völlig normale Größe und Gestalt besaßen. Ein Nukleolus ist nur selten und ziemlich schwierig zu entdecken, obgleich gerade Hyp. iacobaeae L. zu den Faltern gehört, die sich am besten gefärbt haben und die schärfsten Bilder lieferten. Das Zellplasma läßt ein lockeres Gefüge erkennen, indessen kommen Sekretvakuolen nur ganz vereinzelt vor und sind sehr undeutlich ausgebildet.

Eine ganz ähnliche Dufteinrichtung habe ich auch bei einem anderen Bären, Callimorpha dominula L. angetroffen, und es ist daher möglich, daß dieses Organ in der Familie der Arctiiden weitverbreitet vorkommt.

2. Der ausstülpbare ventrale Duftsack von Saturnia pavonia L.

Bei Beobachtungen an frischgeschlüpften Faltern von Saturnia pavonia L., dem kleinen Nachtpfauenauge, wurde ich bald durch eine eigentümliche Erscheinung überrascht, die ein tags zuvor geschlüpftes Weibchen am nächsten Vormittag sehen ließ. Das Tier saß in der typischen Ruhestellung mit ausgebreiteten Flügeln im Kasten, dabei zeigte aber der Leib eine eigenartige Krümmung, die letzten Abdominalsegmente waren stark gestreckt, und ventral wölbte sich zwischen dem 8. und 9. Leibesring die große Intersegmentalfalte sackartig weit hervor. Von einem anderen lebenden Pavonia-Weibchen gelang es mir, zwei gut gelungene Aufnahmen zu erhalten, die das Tier in der Seiten- und Vorderansicht zeigen (vgl. Textfig. 15*a* und *b*) und auf denen man den ventral ausgestülpten Intersegmentalsack ganz gut erkennen kann.

Die ganze Erscheinung erinnerte mich sofort an die Sacculi laterales des bekannten Seidenspinners, die von dem Russen Tichomirow zuerst beschrieben wurden, und welche neuerdings Freiling in ihrer Bedeutung als Duftorgane erkannt hat. Hier bei Bombyx mori stülpen sich nämlich seitlich am Abdominalende zwei kleine gelbliche Bläschen aus — und zwar ebenfalls aus der letzten Intersegmentalfalte — die den begattungslustigen Weibchen nur zum Anlocken männlicher Falter dienen können. Freiling erkannte dies aus folgendem Versuch: Wenn er ein Stückchen Fließpapier mit den Duftsäcken in Berührung brachte und von deren verdunstendem Sekret durchtränken ließ, so vermochte er mit diesem künstlichen Duftorgan bei den Männchen eine ähnliche Wirkung zu erzielen, wie mit einem unbefruchteten Weibchen, das er in ihre Nähe brachte. Es war dies wohl der



Fig. 15 *a*.



Fig. 15 *b*.



beste Beweis dafür, daß man es hier mit einem sehr wirksamen, hochentwickelten Duftorgan zu tun hatte.

Als ich mich daher von der äußeren Ähnlichkeit des ventralen Duftsackes von Sat. pavonia L. mit den Sacculi laterales des Seidenspinners überzeugt hatte, stellte ich sofort mit meinen Tieren ähnliche Versuche an, wie sie FREILING ausgeführt hatte. Der Erfolg blieb jedoch fast ganz aus, und dies war mir auch ziemlich erklärlich: Von dem Seidenspinner ist es bekannt, daß die Männchen außerordentlich leicht im Zuchtkasten zur Copula gebracht werden können; oft umschwirren sie schon erwartungsvoll diejenigen weiblichen Cocons, die noch vor dem Schlüpfen der Falter sind, und reagieren überhaupt sehr stark auf jeden sexuellen Reiz. Dagegen ist es bei unseren einheimischen Faltern oft ungeheuer schwer oder ganz unmöglich, im Zimmer eine Copula zu erzielen. Am leichtesten kopulieren im Zuchtkasten allerdings noch die meisten Spinner, zu denen die Saturniiden ja gehören, aber irgendwelche Experimente in dieser Hinsicht sind doch nur äußerst unsicher und dürften wohl nur ausnahmsweise von Erfolg gekrönt sein.

Indessen wurde ich durch einige andere Beobachtungen in meiner Annahme bestärkt, daß auch diese sackartige Vorstülpung der letzten Abdominalfalte bei Sat. pavonia L. nur ein Duftorgan zur Anlockung der Männchen sein könne. Es fiel mir auf, daß die Pavonia-Weibchen die ganze Nacht hindurch und am frühen Morgen völlig ruhig und unauffällig dasaßen; erst im Laufe des Vormittags begannen sie den Duftsack ruckweise hervorzupressen, der dann bis zum Nachmittag ausgestülpt blieb und erst am Abend wieder eingezogen wurde. Nun ist aber gerade der Vormittag und frühe Nachmittag die Hauptflugzeit der Männchen, in der sie die weiblichen Falter zur Begattung aufsuchen, und zu dieser Zeit muß also das ausgestülpte Duftorgan die größte und wirksamste Anziehungskraft haben.

Unbedingt nötig zur Anlockung der Männchen ist das Hervorstrecken des Duftsackes bei Sat. pavonia nun allerdings entschieden nicht. Ich konnte bemerken, wie ganz frische Weibchen, bei denen eben erst die Flügel ausgewachsen waren, von männlichen Faltern aufgesucht und begattet wurden, ohne daß sich das Duftorgan bereits äußerlich gezeigt hätte. Gewöhnlich erst am nächsten Tage oder noch später wurde die Duftfalte hervorgepreßt, scheinbar erst, wenn die Weibchen längere Zeit vergeblich auf den Anflug von Männchen gewartet hatten. Die Ausstülpung

des Duftsackes dient also offenbar nur dazu, das Ausströmen des Duftes zu erleichtern und dadurch die Wirksamkeit des Organs zu erhöhen. Ganz alte oder krüppelhafte Weibchen haben gewöhnlich überhaupt nicht die Kraft zum Ausstrecken des Duftorgans, oder dieses ist nicht recht entwickelt, so daß sie dann häufig unbefruchtet bleiben.

Das Hervorpressen des ventralen Intersegmentalsackes geschieht jedenfalls durch Blutdruck, der aber von dem lebenden Falter ganz besonders geregelt und geleitet werden muß, denn ähnlich, wie bei den später zu betrachtenden Argynnis-Arten, gelingt es auch beim Nachtpfauenauge nur sehr unvollkommen, durch äußeren Druck auf den proximalen Teil des Abdomens den Duftbeutel herauszutreiben. Man erzielt dadurch meist nur eine starke Streckung der letzten Leibesringe, ohne daß sich das Duftorgan ausstülpt, und bei allzu starkem Pressen platzt leicht eine der zarten Intersegmentalfalten auf oder wird von den hartschaligen Eiern von innen durchbohrt. Die Fig. 7, Taf. XIV ist daher auch nicht etwa nach einem im ausgestülpten Zustand konservierten Exemplar hergestellt, sondern es handelt sich hier um ein Abdomen, das mit Kalilauge mazeriert wurde, worauf sich der Duftbeutel durch Einblasen von Luft leicht von innen hervortreiben ließ. Wir sehen von der ventralen Seite auf die äußerste Hinterleibsspitze, an der die einzelnen Segmente infolge der Behandlung mit Kalilauge stark auseinandergezogen sind. Dadurch wird der unbehaarte Teil des 8. Leibesringes sichtbar, der in der Ruhelage fast ganz unter den vorhergehenden Körperabschnitt zurückgezogen ist, so daß nur noch ein Teil seiner großen konkav gewölbten Ventralplatte (*chp*) hervorsieht, welche die obere Einfassung der Bursamündung (*o. bc*) bildet. Zwischen ihr und dem letzten Segment, dessen Laminae hier weit auseinanderklaffen, tritt die stark verbreiterte Intersegmentalfalte heraus. Auf dem vorliegenden Präparat ist der mittlere Teil des Duftbeutels (*ds*) kollabiert und stark gefältelt, nur an beiden Seiten ragen noch zwei zipfelförmige Ausstülpungen hervor. Beim lebenden Tier dagegen bilden sie einen recht ansehnlichen Duftsack von gelblichgrüner Farbe und feuchtglänzendem Äußeren. Dieser ist auch bei dem photographierten, übrigens ziemlich kleinen Exemplar, noch nicht völlig ausgestülpt, doch ist es außerordentlich schwer, bei der Aufnahme gerade den günstigsten Augenblick zu erhaschen, da der Falter durch die zum Photographieren nötigen Manipulationen meistenteils sehr gestört wird und das

ganze Organ vollständig einzieht. Meist wird es dann allerdings, sobald sich der Falter wieder etwas beruhigt hat, von neuem ruckweise hervorgepreßt, häufig aber nicht so weit wie vorher, oder gar erst am nächsten Tage wieder.

Überhaupt wird bei der geringsten Beunruhigung des sonst doch recht trägen Falters das Duftorgan sofort in Sicherheit gebracht, und dies geschieht mit einer solchen Schnelligkeit, daß es mir nicht gelang, beim lebenden Falter das Abdomen zu unterbinden und so das Organ (für Schnittserien) im ausgestreckten Zustand zu erhalten. In der Textfig. 16 sehen wir daher einen Längsschnitt durch ein Pavonia-Abdomen, bei dem der Duft-



Textfig. 16. Sagittalschnitt durch das Hinterleibsende eines Sat. pavonia ♀, mit eingestülptem Duftsack. (Schem.) Vergr. 24 : 1.

sack unausgestülpt geblieben war. Aber auch in dieser Lage zeigt die ganze Einrichtung eine große Ähnlichkeit mit den unausgestülpten Sacculi laterales des Seidenspinners, von denen Freiling eine Abbildung gibt. Wie bei Bombyx mori können wir auch hier einen größeren und einen kleineren eingebuchteten Teil der Intersegmentalfalte erkennen, der mit einem typischen hohen Drüsenepithel versehen ist (*ds*). Bei der Ausstülpung des Organs wird die Chitinschicht der Intersegmentalfalte stark gedehnt und kommt mit der äußeren umgebenden Luft frei in Berührung,

so daß dann das Duftorgan die größte Wirkung ausüben kann. Im übrigen haben die inneren Organe bei Sat. pavonia dieselbe Lage und Ausbildung wie bei allen vorher betrachteten Arten, nur münden Enddarm (*D*) und Vagina (*vag*) hier gemeinsam in eine große Kloake (*kl*). Die Kittsäcke (*s. seb*) sind wieder enorm entwickelt; außerdem sehen wir an einigen Stellen auch ein paar größere Tracheen (*tr*), die zufällig angeschnitten worden sind.

Recht interessant ist auch der histologische Bau, den das Duftorgan des kleinen Nachtpfauenauges aufweist (vgl. Taf. XV, Fig. 18). Eine unregelmäßig gezackte und mit kurzen Stacheln besetzte Chitinzone (*ch:b*) grenzt das Duftfeld nach außen hin ab, und darunter erkennen wir wieder die stark lamellöse Schicht (*ch:c*), die hier von ziemlich wechselnder Dicke ist. Das Drüsenepithel der Hypodermis war offenbar zu der Zeit, wo das zur Abbildung verwandte Tier fixiert wurde, in einer äußerst lebhaften Sekretion begriffen; das ersieht man deutlich aus der überaus vakuoligen Struktur des Zellplasmas, wie auch besonders aus den höchst eigenartig geformten Kernen (*dk*), die häufig in einen langen, geißelförmig geschlängelten Faden auslaufen, der von einer Kette großer Vakuolen (*v*) umgeben wird. Oft erscheinen die Kerne aber noch weit stärker deformiert durch die von ihnen ausgeschiedenen Flüssigkeitsvakuolen, und nehmen dann etwa τ-förmige Gestalt an, oder es finden sich derartige Sekretbläschen im Innern der eigentlichen Kernmasse selbst. Im übrigen sind die Kerne von einem ziemlich grobkörnigen Chromatin dicht erfüllt, in dem man einen Nukleolus jedoch nicht zu erkennen vermag. Von den Kernen aus ziehen lange Stränge aneinandergereihter großer Vakuolen durch das Plasma, umgeben von zahllosen kleinen Flüssigkeitsbläschen, die schließlich wieder zu einzelnen riesigen Vakuolen zusammenfließen und das Plasma nur noch als ein lockeres Maschenwerk erscheinen lassen. Gegen das Chitin grenzt sich dagegen das Plasma wieder mit einer dichten, strähnigen Schicht ab, die auch den basalen Teil der Zelle ausfüllt und hier die einzelnen Zellgrenzen (*zg*) scharf hervortreten läßt.

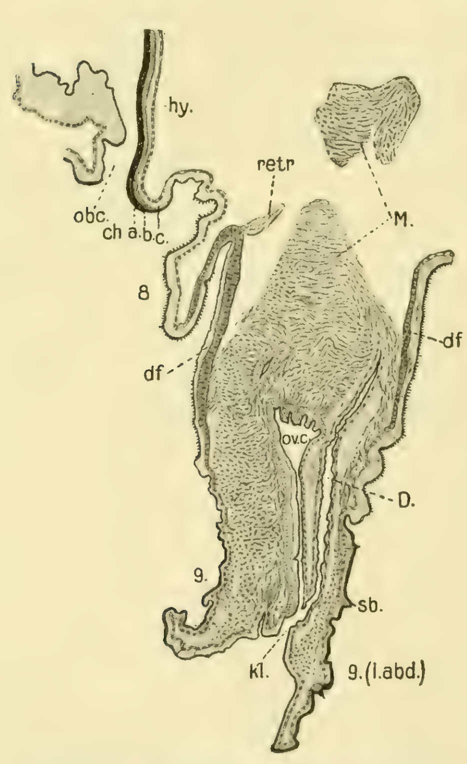
3. Das ventrale Duftfeld von Caligula japonica.

Eine ähnliche Dufteinrichtung, wie sie unser einheimisches Nachtpfauenauge aufweist, fand ich auch bei der japanischen Saturnide Caligula japonica, von der seit Jahren vielfach Eier und

Puppen nach Deutschland in den Handel gebracht werden. Ich hatte hiervon eine Anzahl Falter aus Eiern gezogen und bei einem geschlüpften Weibchen, das ich bis zum Abend lebend im Kasten gelassen hatte, fiel es mir nun auf, daß die letzten Körperringe sehr stark gedehnt waren, und zwischen dem 8. und 9. Segment sich eine breite, feuchtglänzende Intersegmentalfalte ausspannte, die besonders auf der Ventralseite recht auffällig war und sich hier etwas nach außen vorwölbte. Bei den anderen, vorher geschlüpften weiblichen Faltern war mir etwas Derartiges nicht aufgefallen, da ich diese stets schon früher am Abend getötet hatte. Hier in diesem einen Falle hatte aber das Weibchen wohl bis zu der Zeit gelebt, wo die Männchen von Caligula japonica gewöhnlich zu fliegen beginnen, um die weiblichen Falter aufzusuchen. Das Weibchen erwartete also offenbar in dieser Stellung ein Männchen zur Begattung und suchte sich in dieser Weise bemerkbar zu machen. Ich vermutete daher in der eigenartigen feuchten Membran irgendeine Dufteinrichtung und fixierte die Hinterleibsspitze des Tieres in möglichst gestrecktem Zustand.

Leider blieb dieses Exemplar das einzige von Cal. japonica, das ich fixieren konnte. Als ich dann aber später die oben erwähnten Beobachtungen an den weiblichen Faltern von Sat. pavonia L. machte, wurde ich sofort wieder an die ganz ähnlichen Erscheinungen bei jenem Japonica-Weibchen erinnert. Ich fertigte daher von dem damals konservierten Abdominalende zur näheren Untersuchung eine Schnittserie an, und in der Textfig. 17 sehen wir einen der erhaltenen Sagittalschnitte, der ungefähr in der Medianebene liegt. Die Verhältnisse sind im großen und ganzen dieselben wie bei Sat. pavonia L., nur sind bei dem japanischen Spinner die Leibesringe noch enger und breiter, wodurch die ganze Hinterleibsspitze zu einer langausgezogenen Legeröhre wird. Darm (*D*) und Ovidukt (*ov.c*) münden wieder gemeinsam in eine weite Kloake (*kl*) und sind von Muskelmassen (*M*) umgeben, die fast das ganze Körperinnere ausfüllen. Die letzte Intersegmentalfalte ist von ganz besonderer Breite und bildet ventral ein umfangreiches Drüsenfeld, das sich nach den Seiten zu verschmälert, aber im Gegensatz zu unserem Nachtpfauenauge bei Cal. japonica auch bis zum Rücken hinaufreicht. Bei dem vorliegenden Exemplar hat sich die Duftfalte noch nicht völlig ausgebreitet, sie ist vielmehr ventral noch zu etwa einem Drittel unter dem 8. Segment verborgen, und wird in dieser Lage durch zwei kräftige Intersegmentalmuskeln fest-

gehalten, die, von beiden Seiten herziehend, in der Medianlinie zusammenstoßen und wohl auch das völlige Einziehen der Falte besorgen. In der Ruhelage ragt dann nichts mehr von dem Duftfeld unter dem 8. Segment hervor, so daß nicht übermäßig viel Sekret zur unrechten Zeit verdunsten kann. Das Ausbreiten der Falte andererseits wird wieder durch Blutdruck bewirkt. Wie weit dabei das Duftfeld hervorgepreßt wird, kann ich nicht mit Bestimmtheit angeben, da ich meine Beobachtungen nur an diesem einen Falter ausführen konnte. Immerhin ist wohl anzunehmen, daß sich auch hier bei Cal. japonica die Falte im Endstadium zu einem regelrechten Duftsack ausstülpt.



Textfig. 17. Sagittalschnitt durch das Hinterleibsende eines Cal. japonica ♀. Vergr. 43 : 1.

Betrachten wir nun noch an der Hand von Fig. 19, Taf. XV den feineren Bau dieses Duftorgans. Die etwas stärker als bei Sat. pavonia L. entwickelte doppelte Chitinschicht zeigt hier eine außerordentlich unregelmäßige Oberfläche, die von zahllosen kleineren und größeren Querrillen durchfurcht wird und sich dann wieder zu Buckeln und Höckern auffaltet, die auf dem distalen Teil des Duftfeldes sowie auf der Dorsalseite häufig noch spitze Chitinzähne tragen (s. Textfig. 17). Sehr wechselnd in ihrer Gestalt sind auch die einzelnen Drüsenzellen der Hypodermis, die bald weiter, bald weniger tief in das Chitin eingreifen und sich gegeneinander meist scharf abgrenzen. Eine deutliche Vakuolisierung des Plasmas habe ich nirgends zu erkennen vermocht, wenn dieses auch im ganzen eine etwas lockere Struktur aufweist. Von bedeutender Größe sind wieder die Zellkerne (*dk*), die häufig fast in der Mitte der Zelle lagern, aber in der Hauptsache doch mehr

nach dem basalen Ende hin gelegen sind. Ihre Gestalt ist etwas wechselnd, doch kann man sie z. T. als „fußsohlenartig“ bezeichnen, mit einem Ausdruck, den FREILING für die Form der Kerne in den Sacculi laterales von Bombyx mori gebraucht hat. Ihr spärliches, feingranuliertes Chromatin ist im allgemeinen peripher angeordnet und läßt in der Mitte zuweilen einen kleinen Nukleolus erkennen.

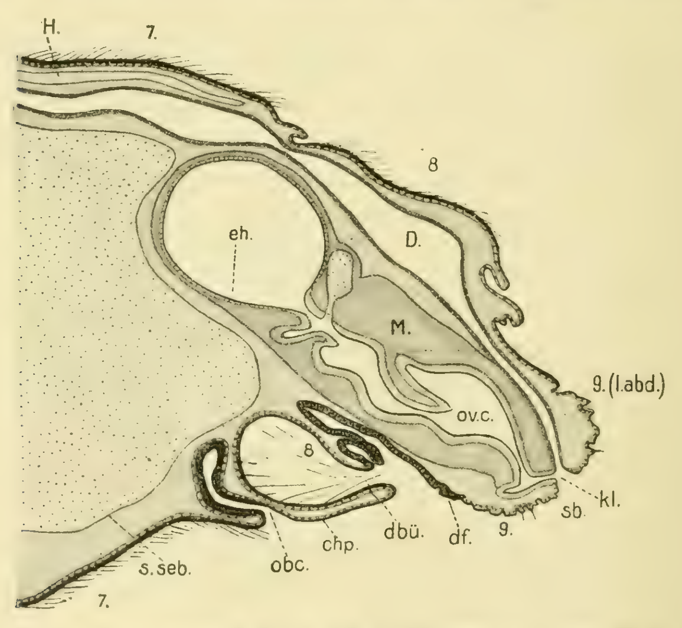
4. Das ventrale Duftfeld mit den beiden Duftbüscheln von Aglia tau L.

Durch die ziemlich übereinstimmenden Befunde bei Sat. pavonia L. und Cal. japonica war ich zu der Überzeugung gekommen, daß wohl die meisten Saturniiden-Weibchen eine ähnliche Dufteinrichtung zum Anlocken der Männchen besitzen dürften, wie diese beiden Spinner. Zur Probe verschaffte ich mir daher noch eine Anzahl Falter des bekannten Nagelflecks, Aglia tau L. Indessen schon die Beobachtung des lebenden Tieres zeigte mir ein etwas anderes Verhalten. Ich konnte nämlich bei den unbefruchteten Tau-Weibchen niemals das Hervortreten eines ventralen Duftsackes beobachten, so viel ich auch darauf achtgab. Es kam wohl an der entsprechenden Intersegmentalfalte ein schmales Duftfeld zum Vorschein, das aber in seiner Ausdehnung nicht mit der gleichen Duftfalte bei Cal. japonica verglichen werden konnte, und noch weniger wurde, wie beim Nachtpfauenauge, ein großer Duftsack hervorgepreßt. Statt dessen fielen mir zwei eigenartige dichte Haarbüschel auf, die aus zwei taschenartigen Vertiefungen auf der Bauchseite zu beiden Seiten einer derben Chitinplatte hervorragten und das Duftfeld z. T. überlagerten.

Taf. XIV, Fig. 8 gibt die Verhältnisse bei schwacher Vergrößerung wieder. Wir blicken auch hier von der Ventralseite auf das Abdominalende. Der Sternit des 8. Segments trägt an seinem Vorderrande eine breite, eigenartig geformte Ventralplatte (*chp*) aus festem Chitin, die in ihrer Mitte die Eingangsöffnung zur Bursa copulatrix sehen läßt. Bei dem abgebildeten Exemplar ragt aus der Öffnung noch der Endteil der weiße Spermatophore (*Sp*) hervor, die das Männchen bei der Begattung dort eingeführt hat. Zu beiden Seiten der Chitinplatte sieht man die erwähnten taschenartigen Vertiefungen, die aus einer ventralen Einstülpung des 8. Leibesringes hervorgehen, und aus ihnen hervor dringen zwei große dichte Haarbüschel (*dbü*) und spreizen sich über dem

Intersegmentalfeld (*df*), das beim lebenden Tier stets eine feuchtglänzende Oberfläche hat. Es ist von vielen schrägen Riefen durchfurcht, die auf beiden Seiten einander parallel laufen und in der Medianlinie unter einem stumpfen Winkel zusammenstoßen. Die kugelig runden Laminae abdominales sind sehr dicht mit kurzen, starren Tastborsten besetzt und schließen fast völlig zusammen, nur eine kleine Stelle bleibt für die gemeinsame Öffnung (*kl*) von Enddarm und Ovidukt frei.

Noch klarer werden die Verhältnisse, wenn wir den in der Textfig. 18 dargestellten medianen Längsschnitt zu Hilfe nehmen.



Textfig. 18. Sagittalschnitt durch das Hinterleibsende eines Aglia tau ♀ (schem.). Vergr. 24:1.

Die Lage der inneren Organe bleibt dieselbe wie bei Sat. pavonia L., wir finden sogar auch hier, daß die letzte Intersegmentalfalte ventral in ganz ähnlicher Weise wie beim Nachtpfauenauge zu einem Duftorgan (*df*) umgewandelt ist und ein echtes Drüsenepithel trägt, das allerdings hier mehr flächenhaft entwickelt ist und nicht ganz so hoch, wie bei den beiden vorher betrachteten Saturniiden. Der 8. Sternit jedoch hat weiterhin noch eine besondere Ausbildung erfahren, er buchtet sich zu einer tiefen Höhlung nach innen ein und springt dann ventral wieder zu jener großen Chitinplatte (*chp*) weit vor, die den Ein-

gang zur Bursa copulatrix (*obc*) trägt. Es entsteht dadurch eine tiefeingestülpte Tasche, aus der nun die oben erwähnten Haarbüschel (*dbü*) hervorragen. Auf unserem medianen Längsschnitt sind die Haare nur vereinzelt und außerdem schräg angeschnitten, da die Büschel mehr seitlich stehen und nach außen gerichtet sind, der Schnitt aber gerade in der Mittellinie geführt ist.

Ursprünglich hatte ich nun in diesen Haarbüscheln die eigentlichen Duftorgane des Nagelflecks vermutet; zu meiner Verwunderung konnte ich jedoch nirgends unter ihnen eine drüsige Umbildung der Hypodermis, mit der sie in Verbindung standen, entdecken, so daß ich daraus nicht auf ihre wirkliche Verwendung als Duftbüschel schließen konnte. Es handelte sich vielmehr nur um stark verlängerte, weiche Borstenhaare, die aus der einfachen Körperbehaarung des ventralen 8. Segments hervorgegangen waren. Irgendeinen Zweck mußte aber die Vergrößerung und dichte Ausbildung der Haare gerade in der erwähnten Ventraltasche haben, und ich glaube auch die richtige Deutung dafür gefunden zu haben. Wie gesagt, habe ich nie bemerken können, daß bei den Tau-Weibchen das Duftfeld regelrecht ausgebreitet oder gar vorgestülpt wird, wie bei den anderen beiden untersuchten Saturniiden. Dadurch muß aber die Möglichkeit der Verdunstung und Wirksamkeit des Duftsekretes stark verringert werden, und es wäre für den Falter offenbar sehr vorteilhaft, wenn er durch eine andere Einrichtung zur Verteilung des Duftstoffes hier einen Ausgleich schaffen könnte. Nun fiel mir auf, daß die Spitzen der beiden Haarbüschel gerade das feuchte, drüsige Duftfeld berühren, wenn dieses nur ein wenig unter dem 8. Sterniten hervorgehoben wird. Die Haare können sich also dann mit dem Duftstoff gewissermaßen durchtränken und müssen nun, wenn die Büschel etwas aufgerichtet und gespreizt werden, ein äußerst wirksames Mittel zur intensiven Verbreitung des Duftes abgeben. Es dürfte also wohl die Bedeutung dieser Duftbüschel von Aglia tau L. darin zu suchen sein, daß sie durch reichliche Abgabe des Sekretes an die äußere Luft die Wirksamkeit des eigentlichen Duftfeldes erhöhen.

Illig (18) beschreibt vom Männchen des Totenkopfes und einigen anderen Schwärmern ganz ähnliche Duftbüschel, die zur besseren Verteilung des Duftstoffes dienen und an den Seitenteilen der ersten Abdominalringe sitzen. Auch hier liegen die Drüsen, die das Sekret absondern, nicht an der Ursprungsstelle der Haare, sondern dort, wo die Spitzen der Haarbüschel auf-

treffen. Noch komplizierter, aber im wesentlichen auf einer ähnlichen „Tauchvorrichtung“ beruhend, sind die großen ventralen Duftpinsel, die von STOBBE (48) neuerdings am Abdomen einer großen Anzahl von Eulenmännchen nachgewiesen wurden.

Endlich spricht aber auch der histologische Bau der ganzen Duftfalte für die hier gegebene Auffassung der Dufteinrichtung von Aglia tau L. Zwar wird, wie wir sahen, der eingestülpte Duftsack in seiner ganzen Ausdehnung, genau wie bei den vorher betrachteten Saturniiden, auch beim Nagelfleck von einer drüsigen Hypodermis gebildet, indessen ist diese unter dem stets eingezogenen Teil der Duftfalte nicht ganz so stark entwickelt, wie gerade in der schmalen Zone, die nach außen hervorgeschoben wird und mit den Spitzen der Büschelhaare in Berührung kommt. Wir sehen diesen Teil des Duftfeldes, der sich auch äußerlich durch eine schwache Vorwölbung ein wenig markiert, in Fig. 20, Taf. XV bei starker Vergrößerung im Längsschnitt. Die Entwicklung der beiden Chitinschichten (*ch*: *b* und *c*) ist hier dieselbe wie im eingestülpten Faltenteil und erinnert am meisten an die stachelige Oberflächenbeschaffenheit des Duftbeutels von Sat. pavonia L., jedoch ist hier beim Nagelfleck das Chitin noch weit zackiger und unregelmäßiger geformt und trägt noch größere Chitinzähne als dort. Die Sekretion des Drüsenepithels ist wieder außerordentlich lebhaft, denn das ganze Zellplasma besteht meistenteils überhaupt nur noch aus einem Netzwerk von zahllosen kleinen und großen Vakuolen (*v*), von denen sich besonders die größeren häufig eng an die Kerne (*dk*) schmiegen, ohne jedoch hier so auffällige Umformungen derselben hervorzurufen, wie bei den vorher betrachteten Weibchen des kleinen Nachtpfauenauges. Im Gegenteil haben die Kerne hier meist eine ziemlich gleichmäßige, etwa ovale Gestalt und sind von verhältnismäßig geringer Größe. Sie liegen ungefähr in der Mitte der Zelle und enthalten ein etwas spärliches Chromatin mit zuweilen sichtbarem Nukleolus. Von den Zellgrenzen ist infolge der starken Plasmavakuolisierung nur in den seltensten Fällen etwas zu erkennen.

II. Intersegmentale Duftsäcke in der vorletzten Abdominalfalte.

1. Die ausstülpbaren dorsalen Duftsäcke der Gattung Argynnis F.

a) Argynnis paphia L.

Eine außerordentlich reiche Ausbildung von Duftorganen scheint bei der Tagfaltergattung Argynnis F. vorzuliegen, zu der unsere

Perlmutterfalter gehören. Zuerst wurde ich auf solche hingewiesen, als ich auf der Suche nach Duftbüscheln und anderen äußerlich sichtbaren Dufteinrichtungen, die Abdomina verschiedener Falter mit Kalilauge auskochte und dann durch Einspritzen von Luft oder Alkohol in die leeren Chitinhülsen die einzelnen Segmente in ausgestreckten Zustand brachte, um einen besseren Überblick zu erhalten. Als ich nämlich diese Manipulation bei einem Weibchen von Arg. paphia L. ausführte, bemerkte ich plötzlich, wie sich dorsal aus der zwischen dem 7. und 8. Segment gelegenen Intersegmentalfalte zwei längliche Säckchen ausstülpten, von denen vorher nicht das Geringste zu sehen gewesen war, und die beim Nachlassen des Druckes auch sofort wieder nach innen zurückschlüpften. Nach einigem Bemühen gelang es mir aber dennoch, die Säcke im ausgestülpten Zustand zu erhalten, und in Fig. 9, Taf. XV sehen wir eine Abbildung davon. Das ganze Abdomen erscheint stark gestreckt, wodurch die Chitinschilder der einzelnen Segmente auseinandergezogen sind und sich scharf von den Intersegmentalfalten und Pleuren abheben. Die Schuppen und Haare sind durch das Kochen mit Kalilauge und die vorausgegangene Behandlung zum größten Teil ausgefallen, und man erkennt ihre Ansatzstellen bei dieser schwachen Vergrößerung nur an den dunklen Pünktchen, mit denen die Segmente übersät sind. Stark vorgetrieben ist das Orifizium der Bursa (*obc*), dessen dorsale Wand eine höchst merkwürdige Ausbuchtung von schneckenartig aufgerollter Form aufweist, auf die wir später noch einmal zurückkommen müssen. Am auffälligsten sind jedoch die beiden dorsal ausgestülpten, großen Säcke (*ds*). Sie bestehen aus einem ganz dünnen, durchsichtigen Chitin, das am äußeren Ende der Säcke einen etwas zerknitterten Eindruck macht, während der untere Teil mit kurzen Chitinzähnchen besetzt ist. Ein dünner Stiel stellt die Verbindung der beiden Säcke mit dem Körperinnern her, und äußerlich geht hier das Chitin in das der Intersegmentalfalte über.

Es lag auf der Hand, daß dieses auffällige Organ irgendeinen besonderen Zweck haben mußte, und der ganzen Lage und Gestalt nach konnte man von vornherein auf ein Duftorgan oder eine ähnliche Einrichtung schließen, schon weil sich die Säcke nur bei den weiblichen Faltern zeigten, während bei den Männchen die entsprechende Intersegmentalfalte völlig normal gebaut war. Es galt daher nun zunächst an frischem, gut konservierten Material und vor allem an lebenden Faltern Beobachtungen anzustellen, die diese Vermutung bestätigen konnten; und als im

Mai die ersten Perlmutterfalter im Freien flogen, begab ich mich sofort auf den Fang. Bald glückte es mir, ein Weibchen von Arg. euphrosyne L. zu erbeuten, das sich eben mit einem Männchen paaren wollte. Mein erster Blick galt der von Arg. paphia L. her bekannten vorletzten Intersegmentalfalte, und wirklich sah ich nun, wie sich hier zwei höckerartige Vorsprünge emporwölbten, die sich durch gelinden Druck auf das Abdomen noch weiter herausstülpen ließen. In diesem Zustand zeigte das Organ äußerlich eine große Ähnlichkeit mit den sog. „Stinkwülsten" der Maracujáfalter, die von Fr. Müller (27) bei einer Anzahl brasilianischer Tagfalterweibchen entdeckt und beschrieben worden sind, und von denen er auch einige Abbildungen gibt. Die Falter, um die es sich dabei handelt, gehören den Gattungen Heliconius, Eueides, Colaenis und Dione an, die sämtlich mit unserem Genus Argynnis F. systematisch nahe verwandt sind, und man sollte also fast annehmen, daß auch bei unseren einheimischen Perlmutterfaltern die vorstülpbaren Säcke als Stinkorgane fungierten und eine Verteidigungswaffe darstellten. Indessen besteht ein sehr wesentlicher Unterschied gegenüber den brasilianischen Arten darin, daß bei diesen das Organ in beiden Geschlechtern zur Ausbildung gelangt ist, während ich es bei den Argynnis-Arten nur beim Weibchen angetroffen habe. Auch konnte ich bei ihnen durchaus keinen zurückschreckenden, widerlichen Geruch wahrnehmen und habe niemals beobachtet, daß die Falter im Augenblick der Gefahr die Säcke ausstülpten und so Gebrauch von ihrer „Waffe" machten. Im Gegenteil, als später im Juli und August auch andere Argynnis-Arten im Freien flogen, wie Arg. latonia L., adippe L. und vor allem paphia L. und ich von diesen eine Anzahl weiblicher Falter fing, gelang es mir zu meinem Erstaunen bei keinem der Tiere, auf irgendeine Weise die Duftsäcke zum Vorschein zu bringen. Es scheint also, als ob die Weibchen das Ausstülpen der Säcke durch ganz bestimmt geregelten Blutdruck oder besondere Körperkontraktionen bewirken, die man künstlich durch Druck von außen nicht nachahmen kann. Nur bei einem einzigen Adippe-Weibchen vermochte ich dadurch, daß ich das Abdomen stark drückte und zugleich die letzten beiden Segmente nach unten bog, zwei buckelartige Vorwölbungen aus der dorsalen Intersegmentalfalte hervorzupressen. Auch dieses Weibchen wurde aber gerade, als ich es fing, von einem Männchen umschwirrt, und man muß daher wohl annehmen, daß die weiblichen Perlmutterfalter ihre dorsalen Duft-

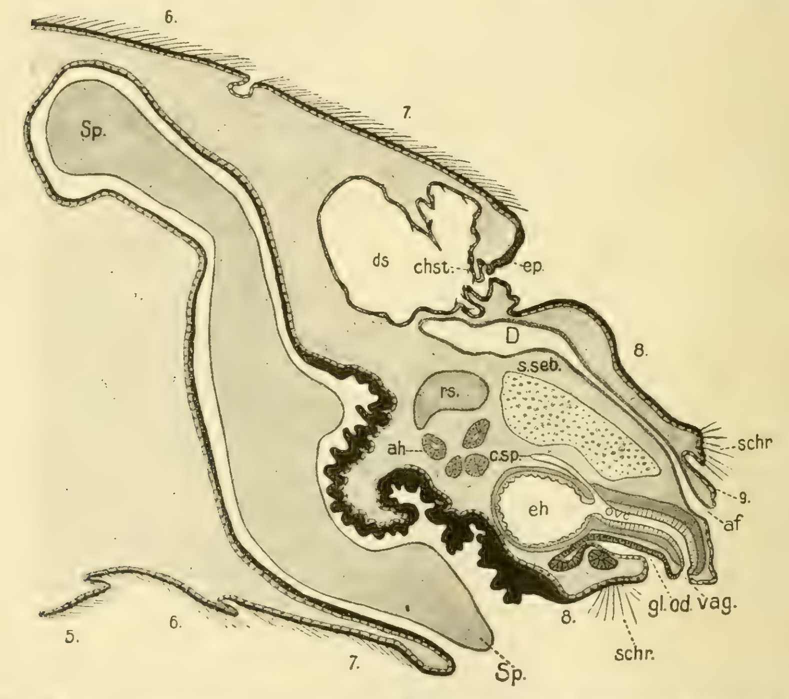
säcke nur dann zur Ausstülpung bringen, wenn sie kurz vor der Paarung mit einem Männchen stehen. Danach wäre also der Apparat entschieden als ein echtes weibliches Duftorgan anzusehen das zur Anlockung oder Reizung der männlichen Falter dient, und nicht etwa als zurückschreckendes Verteidigungsmittel gebraucht wird. Leider gelang es mir beim Kaisermantel und bei Arg. latonia L. nicht, ein Weibchen zu erbeuten, das gerade im Liebesspiel mit einem Männchen begriffen war. Ein in copula hängendes Pärchen flog zu hoch, um es beobachten oder fangen zu können. Ich mußte mich daher bei den Untersuchungen dieser Falter auf Tiere beschränken, deren Duftsäcke in unausgestülptem Zustand fixiert waren.

Betrachten wir zunächst einen sagittalen Längsschnitt von Arg. paphia L., wie wir ihn in der Textfig. 19 vor uns haben. Wie man leicht erkennen kann, handelt es sich hier um ein schon befruchtetes Weibchen, bei dem die ganze Bursa dicht erfüllt ist von dem Schleimpaket der männlichen Spermatophore (*Sp*). Diese besitzt eine so ansehnliche Größe, daß man sie schon beim lebenden Falter deutlich mit ihrem zugespitzten Hinterende als einen weißen Zapfen aus dem Orifizium der Bursa herausragen sieht, so daß man hieran leicht die älteren Weibchen von den unbefruchteten unterscheiden kann. Die innere Chitinauskleidung der Bursa ist dorsal außerordentlich verdickt und überall in viele Längs- und Querfalten zerlegt. Am stärksten macht sich diese Fältelung auf dem spiralig gekrümmten, großen Vorsprung der dorsalen Bursawand[1]) bemerkbar, den wir schon auf der vorher

---

1) Ob dieses merkwürdige Chitingebilde irgend einen bestimmten Zweck hat, indem es vielleicht das Herausgleiten der Spermatophore aus der Bursa verhindert, oder ob es sich hier nur um eine mehr zufällige Bildung handelt, vermag ich nicht näher anzugeben. Bei den übrigen Argynnis-Arten, die ich untersuchen konnte, habe ich ebenfalls eine Vorwölbung der oberen Bursawand gefunden, die jedoch eine andere Gestalt aufweist und bei Arg. adippe L. fast ganz verschwindet. Zuweilen findet man ja auch im Innern der Bursa eine eigenartige Septenbildung (Hepialiden) oder dichte Chitinbestachelung (Arktiiden, Tephroklystien), deren Zweck ebensowenig ersichtlich ist. Hagen (14) und Stitz (47) nehmen an, daß die Chitinzähne im Innern der Bursa zum Aufreißen der Spermatophorenhülle dienen, jedoch wird diese Ansicht von Petersen (32) lebhaft bestritten. P. glaubt vielmehr, daß auch diese Rauhheit der Bursawand nur zum Festhalten der Spermatophore diene, da ein Aufreißen derselben äußerst unpraktisch wäre. Jede Spermatophore trägt nämlich ur-

betrachteten Tafelfig. 9 kennen gelernt haben. Von der oberen Wand des Oviductus communis (*ovc*) sehen wir einen engen Kanal abzweigen, der später in mehrfach gewundenem Lauf zum Receptaculum seminis führt und den Canalis spiralis (*c. sp*) darstellt. Durch ihn wird das männliche Sperma in den Samenbehälter (*rs*) geleitet. An den Endabschnitt des Receptaculum seminis heftet sich noch eine Anhangsdrüse (*ah*), die das Sekret zur Lebendigerhaltung der Spermatozoën liefert und hier einige



Textfig. 19. Sagittalschnitt durch das Hinterleibsende eines Arg. paphia ♀ (schem.). Vergr. 24 : 1.

Male im Querschnitt getroffen ist. Im übrigen bietet die Lagerung der inneren Organe nichts Neues, bis auf die großen dorsalen Duftsäcke (*ds*), die wir nun hier auf dem Längsschnitt im unausgestülpten Zustand sehen. Wie bei den vorher betrachteten

---

sprünglich an ihrem Vorderende einen dünnen Hals (collum), mit dem sie in die Mündung des Ductus seminalis hineinragt. Durch Kontraktionen der muskulösen Bursawand wird dann das Sperma aus dem Collum in den Samengang getrieben, der es durch peristaltische Bewegungen zum Ovidukt weiterleitet.

dorsalen Duftröhren von Hyp. iacobaeae L. handelt es sich auch hier lediglich um eine tiefe Intersegmentaleinstülpung, nur ist es bei Argynnis paphia L. die vorhergehende, zwischen dem 7. und 8. Tergiten gelegene Intersegmentalfalte, die zu einem Duftorgan umgewandelt worden ist. Die ganze innere Wandung der Duftsäcke wird daher von einer Chitinlage ausgekleidet, die vereinzelt mit kurzen, spitzen Stacheln (*chst*) besetzt ist. Die gemeinsame Mündung der beiden Duftbeutel liegt in der Medianebene des Rückens, während die Säcke selbst sich rechts und links schräg nach beiden Seiten zu erstrecken. Wir sehen sie daher auf diesem medianen Längsschnitt nur zum Teil angeschnitten, namentlich von dem rechten Duftbeutel ist nur gerade der vorderste Teil getroffen, wo er sich mit dem linken vereinigt. In ihrer größten Ausdehnung erstrecken sich die Duftsäcke tief in das Innere des Körpers, bis nahe an das 6. Segment, und nehmen so einen beträchtlichen Raum im Abdomen des Falters ein. Gewöhnlich ist ihr Inneres dicht angefüllt mit einem Sekret, das in mancher Hinsicht der Kittsubstanz in den Sacculi sebacei anderer Falter ähnelt. Wie dieses zerfällt es bei Fixierung meist in einzelne, scharfkantige Stücke und färbt sich mit Hämatoxylin intensiv blau, ohne aber diesen Farbstoff so außerdentlich festzuhalten, wie die Kittsubstanz es tut, die oft auch nach langem Differenzieren noch fast schwarzblau erscheint.

Sehr auffällig ist es nun, daß trotz dieser enormen Sekretmengen, die als kompakte Masse oft das ganze Innere der Duftsäcke ausfüllen, die Hypodermis unter der Chitinauskleidung des ganzen Organs nur recht schwach entwickelt ist. Am besten erkennen wir das aus der Textfig. 20, wo die Chitinwandung und die darunterliegende Hypodermis eines der eingestülpten Duftsäcke bei mittlerer Vergrößerung im richtigen Dickeverhältnis wiedergegeben sind. Wir sehen, wie hier die Hypodermis durchaus kein hohes, kräftiges Zylinderepithel bildet, wie man es vielleicht erwarten sollte, sie besteht vielmehr aus einer dünnen flachen Zellenschicht, die so zart ist, daß sie sehr leicht durch die chitinerweichenden Fixierungsflüssigkeiten angegriffen und teilweise zerstört wird. Wo die Hypodermis jedoch gut erhalten ist, erkennt man bei starker Vergrößerung deutlich, daß man es trotzdem auch hier mit einem drüsig umgewandelten Epithel zu tun hat (vgl. Taf. XV, Fig. 21). Das Chitin ist außen von zahlreichen unregelmäßigen Höckern und Zähnen besetzt und besteht wiederum aus den beiden lamellösen Schichten, von denen die

äußere, blaufärbbare (*ch:b*) nur schwach entwickelt ist. Die farblose Innenschicht (*ch:c*) zeigt eigentümlich wellige Lamellen, wodurch das ganze Chitin zu einer sehr wenig dichten Masse aufgelockert wird. Die Hypodermis erreicht nur an wenigen Stellen die Dicke der Chitinauskleidung; sie läßt eine scharfe Abgrenzung in einzelne Zellen nicht mehr erkennen, jedoch schwillt jedesmal dort, wo ein Kern liegt, das Protoplasma zu einer Verdickung an, wodurch das ganze Epithel im Längsschnitt eine gewisse Gliederung aufweist. Beim Übergang der Intersegmentalfalte zum 7. und 8. Tergiten erhöht sich die Hypodermis allmählich und bildet auf eine kurze Strecke ein drüsiges Zylinder-



Textfig. 20. Längsschnitt durch einen der eingestülpten dorsalen Duftsäcke von Arg. paphia ♀. Vergr. 77 : 1.

epithel (siehe Textfig. 20 *ep.*), das nach außen eine dicke Chitincuticula abgeschieden hat. Das Plasma ist im allgemeinen körnig struiert und ziemlich dicht. Auffällig ist die enorme Größe der Kerne (*dk*), die eine Länge von 40 μ erreichen können und damit wohl die größten Kerne vorstellen, die ich jemals bei einem Falter beobachten konnte. Sie verdanken dieses Größenmaß vor allem ihrer sehr langgestreckten Gestalt, bei der die größte Breite meist vielfach (6-fach) von der Länge übertroffen wird. Das Chromatin der Kerne ist nicht allzu reichlich vorhanden und sehr grobkörnig. Zuweilen erscheinen die Granulae etwas netzförmig angeordnet, meist jedoch bilden sie eine unregelmäßig im Innern des Kerns verteilte Masse, in der man einen Nukleolus nicht mit Sicherheit zu erkennen vermag.

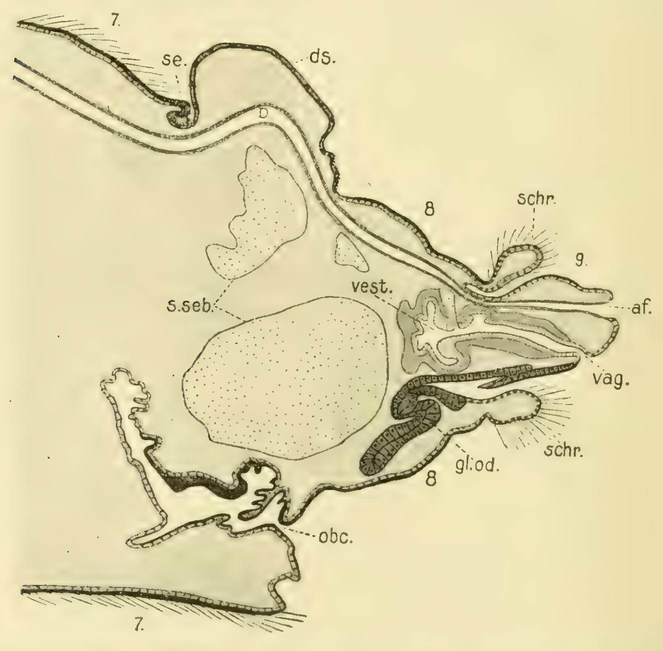
b) Argynnis adippe L., latonia L. und euphrosyne L.

Im wesentlichen genau ebenso gebaut, nur in der äußeren Gestalt etwas verschieden, ist das Duftorgan von Arg. adippe L. (Taf. XV, Fig. 10). Die Säcke (*ds*) haben hier nur eine mehr flache, abgeplattete Form, und ihre gemeinsame Mündungsstelle ist bedeutend breiter als beim Kaisermantel. Sie reicht seitlich bis halbwegs zu den Pleuren hinab, wodurch bei Adippe ein breiter Rückenschlitz entsteht, der das Ausstülpen der Säcke wesentlich erleichtern muß. Infolgedessen ließen sie sich auch bei dem abgebildeten Exemplar, das wieder in der oben geschilderten Weise mit Kalilauge ausgekocht und dann aufgeblasen wurde, viel besser heraustreiben, und das ganze Abdomen zeigt daher nicht jene übermäßig starke Auseinanderziehung der einzelnen Segmente wie Fig. 9, so daß hier z. B. der Eingang zur Bursa wie beim lebenden Tier hinter dem vorspringenden Sterniten des 7. Segments verborgen liegt. Die Bestachelung der dünnen, durchsichtigen Chitinhaut auf den Duftsäcken (*ds*) ist bei Adippe auf dem proximalen Teil der ausgestülpten Beutel am stärksten und nimmt nach hinten allmählich ab. Noch dichter stehen die Chitinstacheln allerdings auf einem kleinen Bezirk der dorsalen Intersegmentalfalte selbst, der vor und hinter der Ausmündungsstelle beider Säcke gelegen ist; diese Stelle wird jedoch von den breiten Duftbeuteln so überdeckt, daß in der Abbildung ihre Chitinbestachelung nicht wiedergegeben werden konnte.

Im Längsschnitt Textfig. 21 sehen wir das Duftorgan von Arg. adippe L. ebenfalls im ausgestülpten Zustand, doch ist hier infolge des starken Pressens beim Herausdrücken der Duftsäcke am lebenden Tier ein Teil des Enddarmes (*D*) und der Kittsäcke (*s. seb*) durch den inneren Blutdruck mit in die Ausbuchtung getrieben worden, was den wirklichen Verhältnissen natürlich nicht entspricht. Von dem abgesonderten Duftsekret ist der größte Teil durch die völlige Ausstülpung der Säcke nach außen verloren gegangen, nur in der abgeschlossenen kleinen Höhlung, die zwischen dem Hinterrand des 7. Tergiten und dem etwas zurückgebogenen Duftsack entsteht, hat sich ein geringer Rest (*sc*) davon erhalten. Im übrigen treffen wir bei Arg. adippe L. die gleichen Verhältnisse in der Lagerung der inneren Organe an, wie beim Kaisermantel, und auch der histologische Aufbau des ganzen Duftorgans gleicht vollkommen demjenigen von Arg.

paphia L., so daß es sich erübrigt, hier noch einmal genauer auf denselben einzugehen.

Ganz dieselbe Gestalt der Duftsäcke habe ich auch bei Argynnis F. (Brenthis Hb.) euphrosyne L. gefunden, während die Duftbeutel von Arg. latonia L. in ihrer langgestreckten Form mehr denen des Kaisermantels gleichen. Es dürfte dieses Duftorgan überhaupt wohl allgemein in der Gattung Argynnis F. vorkommen, und es ist nur wunderbar, daß ein so großes, auffälliges Organ bei diesen häufigen heimischen Faltern so lange



Textfig. 21. Sagittalschnitt durch das Hinterleibsende eines Arg. adippe ♀ (schem.). Vergr. 24 : 1.

hat unbemerkt bleiben können, während eine äußerlich ganz ähnliche Bildung bei nahe verwandten ausländischen Formen schon längst bekannt war.

E. Die Glandulae odoriferae der Argynnis-Arten.

Während ich noch mit der Untersuchung der im letzten Abschnitt geschilderten Duftsäcke bei den Perlmutterfaltern beschäftigt war, fiel mir ein eigenartiges paariges Drüsengebilde auf, das sich bei allen vier Argynnis-Arten vorfindet, von denen

ich Schnittserien besitze. Es besteht aus zwei gewundenen Drüsenschläuchen, die im Innern des 8. Leibesringes auf der Ventralseite sich hinziehen und in der letzten Intersegmentalfalte ausmünden (vgl. Textfig. 19 und 21 *gl. od*). Dorsalwärts ziehen sich die Drüsenwandungen von der Mündung an noch weiter nach hinten und laufen als zwei rillenförmige Vertiefungen von fast kreisrundem Querschnitt dicht nebeneinander auf der Unterseite des letzten Leibesringes entlang, um schließlich gemeinsam unmittelbar unter der Vagina (*vag*) auszumünden. Es ist klar, daß es sich bei diesem paarigen Drüsenorgan nur um die sog. Glandulae odoriferae handeln kann, von denen wir schon in der Einleitung gehört haben, und die zum ersten Male v. SIEBOLD (41) beschrieben und benannt hat. Sie sind unter den weiblichen Schmetterlingen weit verbreitet, aber scheinbar ganz regellos verteilt und kommen bald hier, bald dort bei den verschiedensten Falterfamilien vor. So fand PETERSEN (31) die Glandulae odoriferae bei den Gattungen: Vanessa, Zygaena, Ortholitha und Eupithecia, also bei Tagfaltern ebensogut wie bei Spinnern und Geometriden, und neuerdings hat v. LINSTOW (25) sie auch bei einer Eule, Acronycta psi, nachgewiesen. Dagegen habe ich sie bei Vertretern der Gattungen: Papilio L., Pieris Schrk. und Euchloë Hb. unter den Tagfaltern nicht angetroffen, und ebensowenig bei verschiedenen Spannerarten, wie Cheimatobia brumata L. und Larentia juniperata L. Auch allen den bereits beschriebenen und noch zu erwähnenden Faltern kommen sie nicht zu, und FREILING ist bei seinen Untersuchungen scheinbar überhaupt nicht auf Falterweibchen gestoßen, bei denen die Gland. odoriferae ausgebildet waren. v. SIEBOLD erwähnt sie ausdrücklich von Arg. paphia und euphrosyne, d. h. also von zweien unter den vier Argynnis-Arten, bei denen sie auch mir aufgefallen sind.

Wie man aus den beiden Textfig. 19 und 21 ersehen kann, handelt es sich auch bei diesen Glandulae odoriferae nur wieder um eine ganz besondere Ausbildung der letzten Intersegmentalfalte, deren ventraler Teil sich zu einem Paar tief in das Innere des Körpers eindringender Drüsenschläuche umgewandelt hat. Infolgedessen ist auch das Lumen der Duftdrüsenschläuche überall mit einer Chitinlage ausgekleidet, die hier im Innern der Schläuche allerdings nicht ganz so dick ist, wie auf den übrigen, äußeren Intersegmentalfalten, aber ebenfalls aus den beiden bekannten lamellösen Schichten besteht (siehe Taf. XV,

Fig. 22 *ch*:*b* und *c*). Die Oberfläche des Chitins ist in zahllose feine Runzeln und Riefen zerlegt, die kreuz und quer eng durcheinanderlaufen und nur noch kleine Vertiefungen zwischen sich lassen, die auf Flachschnitten den Eindruck hervorrufen, als seien überall in die Chitinschicht kleine napfartige Vertiefungen eingelassen. Es wäre freilich denkbar, daß diese feine Fältelung erst sekundär durch Schrumpfung der dünnen Chitinhaut in der Fixierungsflüssigkeit entstanden sei, da die darunterliegende Hypodermis sie nicht im gleichen Maße wie das Chitin mitmacht; aber die Riefen und Falten sind doch bei allen vier Argynnis-Arten so übereinstimmend und charakteristisch gestaltet, daß ich sie dennoch entschieden für eine natürliche Bildung halten möchte. Das Epithel wird von hohen Drüsenzellen gebildet, die sich gegen das Körperinnere buckelförmig abgrenzen und auch untereinander in ihrem basalen Teil häufig deutliche Grenzkonturen erkennen lassen. Nach dem oberen Teil der Zelle hin verlieren sich diese allmählich, und es entsteht dadurch ein synzytienartig zusammenhängendes Drüsenepithel, das von einer gleichmäßig lockeren Plasmamasse erfüllt ist. Bei scharfem Zusehen und unter Anwendung von Immersion gewahrt man darin stellenweise größere Sekretvakuolen, jedoch sind diese stets nur undeutlich zu erkennen. Gegen das Chitin hin bildet das Plasma eine schmale, etwas dichtere Grenzzone. Die Kerne (*dk*), die auf Querschnitten durch die Duftdrüse meist völlig rund aussehen, zeigen im Längsschnitt häufig eine ovale Gestalt und erscheinen z. T. lang und spitz ausgezogen. Sie sind basal gestellt und meistens recht spärlich mit einem feinkörnigen Chromatin ausgestattet. Beim Differenzieren verschwindet daher gerade hier in den Glandulae odoriferae der Farbstoff leicht aus den Kernen, bevor er noch aus dem Plasma gänzlich entfernt ist. Einen Nukleolus (*n*) kann man nur zuweilen deutlich unterscheiden.

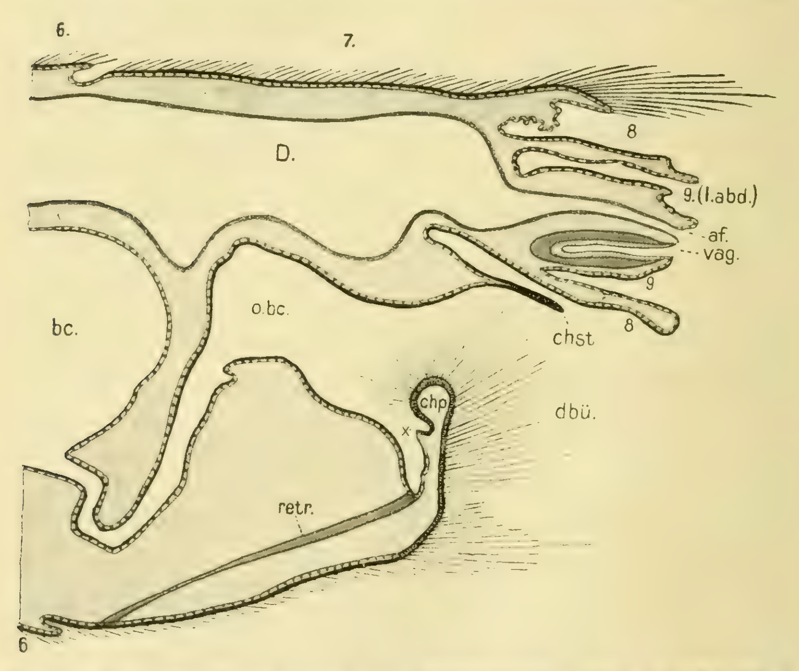
F. Das ventrale Duftbüschel von Agrotis fimbria L.

Wie wir gesehen haben, sind alle diese bisher betrachteten weiblichen Duftorgane hervorgegangen aus einer drüsigen Umbildung einer der beiden letzten Intersegmentalfalten, die bei den einzelnen Faltern eine sehr verschieden hohe Entwicklung zeigt. Ganz abweichend davon gebaut ist nun ein Duftorgan, das ich zufällig bei einer Eule kennen lernte, und das in vieler Hinsicht dem

Duftbüschel gleicht, wie es Freiling vom Gonopteryx rhamni L. ♀ beschreibt, und wie solche vor allem für viele männliche Falter so charakteristisch sind. Die Weibchen der „gelben Bandeule" Agrotis fimbria L., tragen an ihrem Hinterleibsende einen dichten Schopf langer Schuppenhaare, der die beiden letzten Leibesringe wie auch den Eingang zur Bursa vollständig einhüllt und dadurch die Unterscheidung beider Geschlechter bedeutend erschwert. Drückt man aber ein wenig auf den proximalen Teil des weiblichen Abdomens, so biegen sich die langen Haare etwas zur Seite und man erhält ein Bild, wie wir es auf der Ventralansicht Taf. XV, Fig. 11 sehen. Die vorher tief eingezogenen letzten beiden Segmente haben sich fernrohrartig weit hervorgehoben und bilden einen langen Ovipositor mit kleinen schmalen Laminae abdominales. Unterhalb der Legeröhre öffnet sich das Orifizium der Bursa (*obc*) mit fast quadratischer, riesiger Mündung. Es ist mit einem braunen Chitin ausgekleidet und trägt an seiner dorsalen Wand einen langen gekrümmten Chitinstachel (*chst*), dessen Bedeutung mir nicht recht klar ist. Vielleicht stellt er ein Führungsorgan für den männlichen Penis dar? — Am unteren Rand der Bursa bemerkt man nun ein großes breites Büschel langer Schuppenhaare (*dbü*), das sich beim Druck auf das Abdomen aufrichtet und emporsträubt, und in dem wir jedenfalls ein äußerst wirksames Duftorgan zu sehen haben. Es bildet ein ausgedehntes Duftfeld, das sich quer über den 7. Sterniten erstreckt und dessen größte Breite in der Medianlinie des Abdomens liegt, während es sich nach beiden Seiten hin allmählich verschmälert und in die übrige Körperbehaarung übergeht.

Wie nun im einzelnen dieses Duftbüschel sich verhält, läßt sich besonders klar bei Zuhilfenahme eines Längsschnittes feststellen (siehe Textfig. 22). Der Hinterrand des 7. Sterniten biegt nämlich zu einer Platte (*chp*) nach oben um, die den Eingang zur Bursa (*o. bc*) erheblich einengt und auf ihrer Außenseite dicht mit den langen Schuppenhaaren des Büschels (*dbü*) besetzt ist. Um den gerundeten Rand der Platte ordnen sich die Schuppen zu einem großen, strahlenförmigen Büschel, das nun den Eingang zur Bursa fast völlig verschließt und auf diese Weise vielleicht gleichzeitig das Eindringen von Staub und Fremdkörpern in das Ostium bursae verhindert. Von den gesamten inneren Organen ist auf dem abgebildeten Längsschnitt nicht viel zu bemerken, da bei dieser langlebigen Eulenart der Darm (*D*) eine große Ausdehnung angenommen hat und fast alles andere verdeckt.

Nur gerade die Mündung der muskulösen Vagina (*vag*) ist noch sichtbar, die wieder dicht unter der des Enddarms (*af*) liegt. Die ganze Legeröhre ist tief eingezogen, und in diesem Zustand legt sich der obenerwähnte lange Chitinstachel (*chst*) eng an die Ventralseite des 8. Sterniten an. Er ist hier nur z. T. im Schnitt getroffen. Wird nun durch Blutdruck von innen der Legeapparat herausgetrieben, so richtet sich der Chitinstachel etwas auf, und gleichzeitig streckt sich die umgebogene Ventralplatte des 7. Sterniten gerade, wobei das Duftbüschel ganz auf die ventrale Außen-

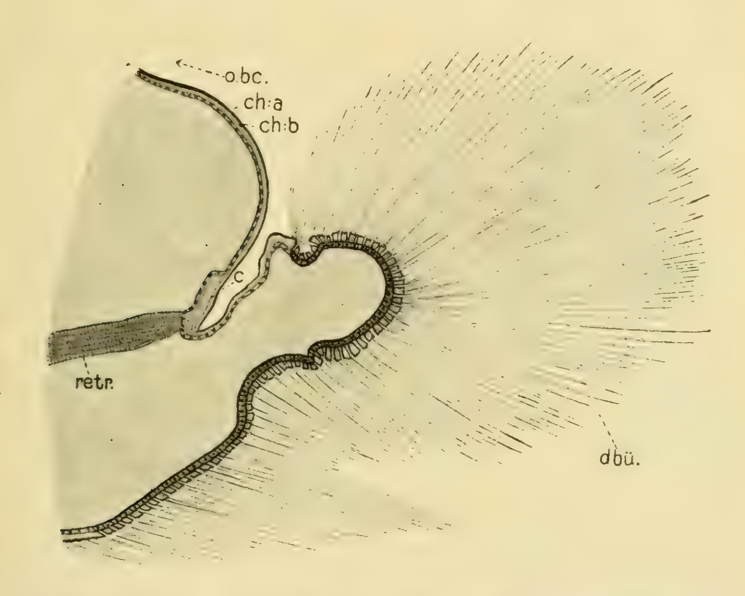


Textfig. 22. Sagittalschnitt durch das Hinterleibsende eines Agr. fimbria ♀ (schem.). Vergr. 24 : 1.

seite zu liegen kommt. Es schiebt sich nämlich hierbei die ganze mit Duftschuppen besetzte Randschicht der Platte nach außen heraus, bis zu der auf der Textfig. 22 mit x bezeichneten Stelle, wo sich eine etwas vorspringende Falte befindet. Diese bildet dann nach der Entfaltung des Duftbüschels eine scharfe ventrale Begrenzung des Orifiziums der Bursa aus glattem, hellem Chitin, während unterhalb davon die dichtgedrängten Schuppen des Duftfeldes zu einem mächtigen Büschel aufgerichtet sind. Ein starker Muskel (*retr*), der an der eingebogenen oberen Gelenkstelle der

Ventralplatte ansetzt, besorgt später wieder das Einziehen des ganzen Duftapparates.

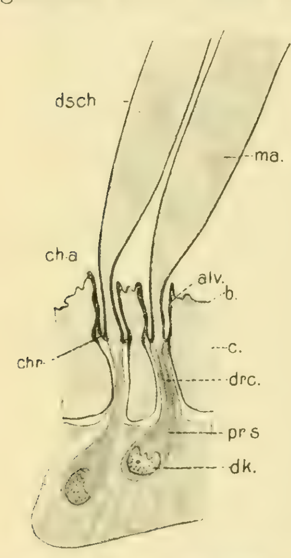
In der Textfig. 23 sehen wir noch einmal ein prachtvolles, strahlenförmig ausgebreitetes Duftbüschel eines Fimbria-Weibchens bei etwas stärkerer Vergrößerung im Längsschnitt. Die Hypodermis, die sonst überall aus einem niedrigen Plattenepithel besteht, wird unter dem mit Duftschuppen bestandenen Teil der Ventralplatte bedeutend höher und nimmt drüsigen Charakter an. Das Chitin wird wieder von den beiden oft erwähnten lamellösen



Textfig. 23. Das Duftbüschel von Agr. fimbria ♀ im Längsschnitt. Vergr. 43 : 1.

Schichten (*ch*: *b* und *c*) gebildet. Die farblose Innenschicht ist an der Ansatzstelle des großen Retraktormuskels (*retr*) bedeutend verdickt und zeigt kleine Ein- und Ausbuchtungen, in welche der Muskel fest eingreifen kann. Die äußere Chitinzone verdickt sich auf der ventralen Bursawand mehr und mehr, und wird schließlich noch von einer festen, gelbpigmentierten Cuticula überlagert. Das Chitin des eigentlichen Duftfeldes besteht dagegen fast nur noch aus der farblosen Schicht und ist von zahllosen Kanälen, die zu den Alveolen der einzelnen Duftschuppen führen, siebartig durchlöchert.

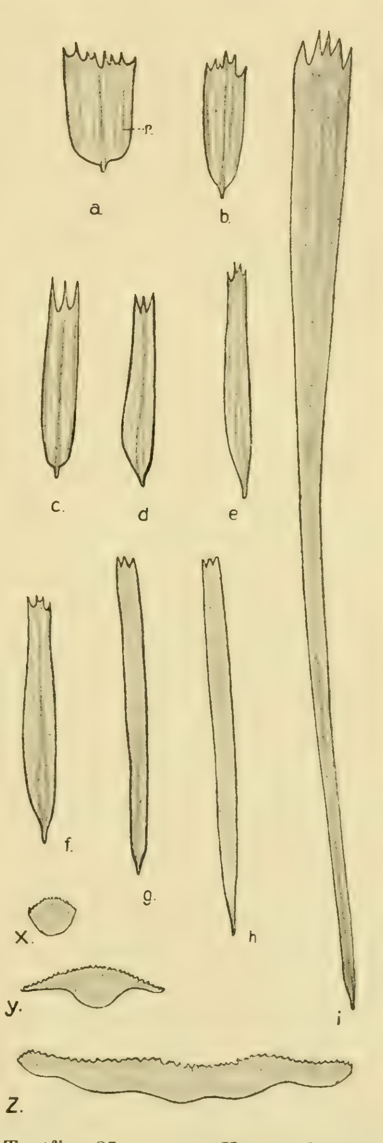
Die Ausbildung der Alveolen, sowie die Befestigung der Schuppen in denselben und deren Verbindung mit den Drüsenzellen erkennen wir nun aus der Textfig. 24. Die lamellöse Chitinschicht ist hier ziemlich dick und an der Oberfläche sehr unregelmäßig gewellt und gerieft. Rings um die Einmündungsstelle einer Duftschuppe bildet das Chitin einen kleinen Wall und senkt sich dann tief zu einer großen Alveole (*alv*) ein, deren Wandung von einer gelbpigmentierten Chitinlage (*ch:a*) ausgekleidet wird. Diese bildet am Grunde der Alveole einen vorspringenden Ring (*chr*), an dem nun die Duftschuppe (*dsch*) befestigt ist. Von unten mündet in die Alveole und in den Stiel der Schuppe ein Kanal, der die ganze lamellöse Chitinschicht durchbohrt und von dem Protoplasma der Drüsenzellen erfüllt ist. Die Zellen dieses Drüsenepithels enthalten in ihrem basalen Teil ein sehr lockeres, maschiges Plasma; der Kern (*dk*) zeigt häufig eine halbmondförmige, z. T. gelappte Gestalt und enthält ein ziemlich grobes Chromatin, in dem man zuweilen einen Nukleolus unterscheiden kann. In der Nähe des Kerns ist das Plasma zu einer strähnigen Masse verdichtet, die den Kern rings umgibt und einen langen flaschenhalsartigen Fortsatz (*prs*) durch den Chitinkanal entsendet bis an die Mündung des Duftschuppenstiels. Auf günstigen Schnitten erkennt man in der Mitte dieses Plasmastranges einen feinen Drüsenkanal (*drc*), der sich oben in den Stiel der Duftschuppe trichterförmig öffnet und nach unten in gerader Richtung auf den Kern hinzieht. Durch ihn gelangt höchstwahrscheinlich das von der Zelle abgesonderte Duftsekret in den etwas ampullenartig erweiterten Schuppenstiel und kann sich dann in dem maschigen Netzwerk (*ma*), welches das ganze Innere der Schuppe erfüllt, in ausgiebigem Maße verteilen. Alle diese Verhältnisse sind jedoch schon von Freiling an Duftschuppen anderer Falterweibchen sehr genau untersucht und beschrieben worden, so daß es sich nicht mehr verlohnt, hier noch auf nähere Einzelheiten einzugehen, da bei allen Formen im wesentlichen



Textfig. 24. Einmündung zweier Schuppen aus dem Duftbüschel von Agr. fimbria ♀ in das darunterliegende Drüsenepithel. Vergr. 590 : 1.

stets dieselbe Ausbildung des Duftapparates vorliegt. Nur die Gestalt der Duftschuppen mag im folgenden noch kurz skizziert werden.

Auf der Textfig. 25 sehen wir eine ganze Anzahl von Schuppen abgebildet, die alle dem 6. und 7. Sterniten eines Fimbria-Weibchens entnommen sind und einen allmählichen Übergang von der gewöhnlichen Körperschuppe (25*a*) zur langausgezogenen Duftschuppe (25*i*) darstellen. Die ursprünglich breite, kurze Schuppe, deren Rand in zahlreiche Zacken ausläuft, wird, je mehr wir uns dem Duftbüschel nähern, länger und länger. Dabei nimmt ihre Breite beständig ab, und die Zahl der Zacken verringert sich bis auf drei, so daß schließlich nur noch ein schmales langes Schuppenhaar übrig bleibt (25*h*). Die Duftschuppe selber (*i*) stellt endlich ein außerordentlich langgestrecktes Chitingebilde dar, an dem wir einen dünnen Stiel unterscheiden, der allmählich in eine verbreiterte Spreite übergeht. Die Länge einer solchen Schuppe beträgt etwa 1,5 mm und übertrifft damit die bei *a* gezeichnete Körperschuppe um mehr als das achtfache. (Die Vergrößerung ist bei allen abgebildeten Schuppen gleich stark.) An ihrem distalen Ende läuft die Schuppe gewöhnlich in fünf Zacken aus, von denen die drei mittelsten etwas weiter hervorragen als die beiden seitlichen.



Textfig. 25. *a—h*: Körperschuppen von der Ventralseite eines Agr. fimbria ♀; *i* Duftschuppe. Vergr. 140 : 1; *x*, *y*, *z*: Querschnitte durch eine Duftschuppe von Agr. fimbria ♀. Vergr. 590 : 1.

In den Abbildungen 25 x, y, z sehen wir endlich auch einige Querschnitte durch eine solche Duftschuppe, und zwar bei 25 x durch den Stiel derselben, wo wir einen rundlichen Querschnitt finden, an den sich beim Übergang in die Spreite (y) zwei seitliche Verbreiterungen setzen, bis schließlich im oberen Teil der Duftschuppe sich der bei z wiedergegebene Querschnitt ergibt. Die Rückseite der Schuppe ist hier im wesentlichen glatt, sie läßt jedoch fünf etwas aufgetriebene Wülste erkennen, die wir auch auf den oben betrachteten Totalbildern der Schuppen wiederfinden. Sie zeigen sich hier in Form von Längsrippen (r), deren Zahl gewöhnlich mit der Zackenzahl der Spreite übereinstimmt. Außerdem bemerkt man aber auf den Schuppen auch eine ganz feine Längsstreifung, die von schmalen parallelen Leisten der Schuppenvorderseite herrührt und auf dem Querschnitt sich als feine Zähnelung bemerkbar macht. Das Innere der Schuppe wird von einem lockeren Maschenwerk erfüllt, das mit feinen Poren zwischen den Längsleisten nach außen zu münden scheint. Auch diese feinste Struktur der Duftschuppen ist von Illig und Freiling bei anderen Faltern bis ins einzelste genau beschrieben worden, und braucht daher hier nicht noch ausführlicher besprochen zu werden. Freiling nimmt an, daß das Duftsekret „durch Kapillarattraktion in das innere maschige Gewebe der Duftschuppe gelangt und von hier aus durch die feinen Poren zwischen den Chitinlängsleisten leicht nach außen verdunsten kann."

Merkwürdig ist es nun, daß bei einigen anderen Arten der Gattung Agrotis, die ich näher untersuchen konnte, von diesem hochentwickelten Duftbüschel sich kaum eine Andeutung vorfindet, so bei Agr. exclamationis L. und Agr. pronuba L., von denen doch gerade die letztere der gelben Bandeule recht nahe steht. Es sind hier zwar am Hinterrand des 7. Segments die Haare etwas verlängert, aber doch nur in so unbedeutendem Maße, daß sie sich darin durchaus nicht von den meisten anderen Eulen unterscheiden, z. B. weisen auch die Cucullien an diesen Stellen eine stärkere Behaarung auf (s. Textfig. 5 a, b und 6).

Dagegen habe ich bei einer ganzen Reihe von Tagfaltern eine ziemlich konstant auftretende, duftbüschelähnliche Einrichtung angetroffen, die ihren Sitz in der letzten Intersegmentalfalte hat. Drückt man z. B. das Abdomen eines weiblichen Falters von Papilio machaon L., so sträuben sich rechts und links von den Laminae abdominales zwei lebhaft schwarz und weiß gefärbte Schuppenbüschel empor, und bei näherer Untersuchung erkennt

man, daß auch die darunterliegenden Matrixzellen in besonderer Weise modifiziert sind und sich an jede der kurzen breiten Schuppen ein kleiner Muskel heftet, der wohl das Aufrichten derselben besorgt.

Ebenso ist bei anderen Tagfaltern, namentlich sehr schön bei Argynnis adippe L. ♀, die ganze letzte Abdominalfalte ringsum von einem Schuppenkranz umgeben, der auf einem erhöhten Ringwall aufsitzt und sich beim Druck auf das Abdomen emporsträubt, wobei sich die einzelnen Schuppen z. T. ganz nach hinten umlegen (s. Taf. XV, Fig. 9 und 10 *schr*). Auch hier ist die Hypodermis drüsig umgewandelt und steht durch feine Kanäle mit den Schuppen in Verbindung.

Schlußkapitel.

Blicken wir zum Schluß noch einmal auf das Gesagte zurück, so können wir zusammenfassend eine Reihe von Ergebnissen feststellen, die eine allgemeinere Gültigkeit haben:

Zunächst sind alle bisher bekannt gewordenen rein weiblichen Duftorgane abdominal gelegen.

Obgleich ich bei den Untersuchungen der verschiedensten Falter stets genau auf das Vorkommen von Duftbüscheln oder Duftschuppenfeldern an anderen Körperteilen achtete, so besonders an den Beinen oder auf den Flügeln, wo wir solche bei den männlichen Schmetterlingen ja sehr häufig finden, konnte ich doch niemals eine Spur davon bei einem weiblichen Tier entdecken. Ebensowenig gibt Freiling ein nur im weiblichen Geschlecht vorkommenden Duftorgan an, das eine andere als abdominale Lage hätte.

Stets liegen die Duftorgane an der Spitze des Hinterleibes und zwar kann man zwei Gruppen von Dufteinrichtungen unterscheiden:

1. die intersegmentalen Duftorgane (wie Duftfalten, -felder, -ringe, -säcke u. a.);
2. die Duftbüschel.

Die erstgenannten Duftorgane sind alle hervorgegangen aus einer drüsig umgewandelten Intersegmentalfalte, wobei es wiederum die letzte, zwischen dem 8. und 9. Segment gelegene Abdominalfalte zu sein pflegt, die hierfür fast ausschließlich in Betracht kommt. Nur bei den Argynnis-Arten finden sich die großen dorsalen Duftsäcke in

der vorhergehenden Leibesfalte zwischen dem 7. und 8. Tergiten.

Die Umwandlung der Intersegmentalfalte zeigt im einzelnen einen sehr verschieden hohen Grad in der Entwicklung des Duftorgans an.

Offenbar am ursprünglichsten sind die Verhältnisse bei Phalera bucephala L. (Taf. XIV, Fig. 1 und Textfig. 1), wo einfach ein sattelförmiges Feld der verbreiterten letzten Abdominalfalte von einer drüsigen Hypodermis unterlagert wird und durch inneren Blutdruck unter den vorhergehenden Segmenten hervorgeschoben werden kann. Bei den systematisch nahestehenden Pygaeren (Taf. XIV, Fig. 2 und Textfig. 2 und 3) ist die Mechanik der Dufteinrichtung ebenso einfach, jedoch ist hier das drüsige Duftfeld zu einem geschlossenen Ringwall erweitert, der sich auch äußerlich schon recht deutlich hervorhebt.

In der weiteren Ausbildung der intersegmentalen Duftorgane kommt es dann zu einer allmählichen Oberflächenvergrößerung der drüsigen Abdominalfalte, indem diese mehr und mehr an Ausdehnung zunimmt und daher schließlich zu tiefen Ringfalten in das Körperinnere eingebuchtet wird. Meistens können diese Falten, um eine schnellere Verdunstung des Sekretes zu ermöglichen, weit nach außen vorgestülpt werden und bilden dann scharf hervortretende Duftringe, wie sie bei der Eulengattung Cucullia (Taf. XIV, Fig. 4 und Textfig. 5*a, b* und 6) am charakteristischsten auftreten, und wie sich solche auch bei der systematisch noch nicht ganz klargestellten Colocasia coryli L. (Textfig. 7) in sehr schöner Form wiederfinden. Der Duftring, der bei den Cucullien ventral noch nicht ganz geschlossen ist, zeigt bei Colocasia auch auf der Bauchseite eine völlig gleichmäßige Entwicklung und kompliziert sich endlich bei Pterostoma palpinum L. (Taf. XIV, Fig. 3 und Textfig. 4) noch dadurch, daß er durch eine tiefe Ringfalte in einen distalen und einen proximalen Wulst geschieden wird.

Vergrößert sich nun die Oberfläche der Intersegmentalfalte lokal noch stärker, so kommt es schließlich zur Entwicklung von Duftsäcken, die z. T. weit herausgestülpt werden können, um eine möglichst starke Verdunstung des Duftsekretes herbeizuführen. Hierher gehören die Sacculi laterales des Seidenspinners (Bombyx mori), die von FREILING eingehend untersucht worden sind. Ganz ähnlich gestaltet ist auch der große ventrale Duftsack mancher Saturniiden, der bei Saturnia

pavonia L. (Taf. XIV, Fig. 7 und Textfig. 16) am schönsten entwickelt ist und sich auch bei Caligula japonica (Textfig. 17) und Aglia tau L. (Taf. XIV, Fig. 8 und Textfig. 18) vorfindet. Beim Tau-Weibchen scheint dieser Duftsack jedoch nur noch wenig hervorgestülpt zu werden, und es ist daher hier außerdem zur Entwicklung von zwei großen ventralen Haarbüscheln gekommen, die mit dem Duftfeld und seinem Sekret in Berührung gebracht und durchtränkt werden, und so jedenfalls zur besseren Verteilung des Duftstoffes dienen können. Zwei große dorsale Duftsäcke finden wir endlich bei den Argynnis-Arten, und zwar bald von langgestreckter (Arg. paphia [Taf. XV, Fig. 9 und Textfig. 19 und 20] und latonia), bald flacher Form (Arg. adippe [Taf. XV, Fig. 10 und Textfig. 21] und euphrosyne); jedoch liegen bei diesen Faltern die Duftbeutel in der vorletzten Intersegmentalfalte.

Während bei allen diesen Formen die Duftsäcke vom Tier mehr oder weniger weit ausgestülpt werden können, scheint dies bei Hypocrita iacobaeae L. (Taf. XIV, Fig. 6 und Textfig. 13 und 14*a*, *b*, *c*) nicht der Fall zu sein. Hier hat sich die letzte Abdominalfalte dorsal zu zwei langen, fingerförmig gegabelten Duftröhren eingesenkt, und auch ventral findet sich auf jeder Seite eine etwas flachere Duftgrube. Bei diesen Organen wird die leichtere Verdunstung des Sekretes vielleicht durch die trichterförmige Öffnung der Duftröhren bewirkt, sowie dadurch, daß eine ganz außerordentlich starke Chitinbestachelung die verdunstende Oberfläche derselben sehr bedeutend vergrößert. Eine ganz ähnliche Dufteinrichtung ist auch bei einer anderen Bärenart, Callimorpha dominula L. vorhanden.

Die extremsten, mit einer ursprünglich intersegmentalen Einstülpung zusammenhängenden Bildungen sehen wir endlich in den Glandulae odoriferae einer ganzen Reihe von Falterarten (Textfig. 19 und 21) verwirklicht, wo wir ventral im Innern der letzten Leibesringe ein Paar langer gewundener Drüsenschläuche finden, die gemeinsam dicht unterhalb der Vagina ausmünden. Zur Ausstülpung gelangen diese engen Drüsenkanäle natürlich nicht mehr, doch kann das Sekret in verstärktem Maße verdunsten, wenn die Ausmündung der Schläuche durch ein Hervorstrecken der Legeröhre erweitert wird.

Eine besondere Ausbildung der Duftfalte ist für viele Lymantriiden (Taf. XIV, Fig. 5 und Textfig. 8) charakteristisch. Hier ist es weniger die ganze Intersegmentalfalte, die eine Oberflächen-

vergrößerung erfährt, als vielmehr allein die dorsale drüsige Hypodermis, welche sich dabei in eine große Anzahl Falten legt und so eine komplizierte dorsale Duftdrüse bildet. Die Verdunstung des Sekretes wird häufig durch Pumpbewegungen erleichtert, die das Weibchen mit der Legeröhre ausführt, und durch welche das Chitinhäutchen über der Duftdrüse abwechselnd gefaltet und wieder ausgestreckt wird. Das zuerst von Freiling bei Orgyia antiqua L. entdeckte Organ findet sich bei einer ganzen Reihe von Lymantriiden und läßt deutlich eine Entwicklung vom stark drüsig vergrößerten Epithel (Hypogymna morio L., Porthesia similis Fuessl.) (Textfig. 9 und 10) zur vielgestalteten Duftdrüse (Dasychira, Orgyia) (Textfig. 11 und 12) erkennen.

Die Ausbildung von Duftbüscheln scheint im weiblichen Geschlecht seltener zu sein. Soweit sie bisher bekannt geworden sind, liegen sie ebenfalls stets an der Spitze des Abdomens, und zwar meistens auf den Tergiten oder Sterniten selbst, aus deren ursprünglicher Behaarung sie gewöhnlich hervorgegangen sind. Gewissermaßen prädestiniert hierzu ist offenbar der 7. Abdominalring, da dieser an seinem Hinterrand in den meisten Fällen schon von vornherein eine dichte lange Behaarung trägt, unter der die Hypodermis gewöhnlich einen etwas drüsigen Charakter angenommen hat. So kommen nach Freiling in dem dichten Afterschopf, der den 7. Tergiten von Thaumetopoea pinivora bedeckt, zahlreiche typische Duftschuppen außer den gewöhnlichen Eierdeckschuppen vor. Ferner beschreibt Freiling ein großes Duftschuppenbüschel, das bei den Weibchen von Gonopteryx rhamni am Hinterrand des 7. Sterniten zur Ausbildung gelangt ist, und das in vieler Hinsicht eine große Ähnlichkeit mit dem ventralen Duftbüschel aufweist, wie wir es bei Agrotis fimbria L. (Taf. XV, Fig. 11 und Textfig. 22 und 23) näher kennen gelernt haben. Dagegen sind die von Freiling entdeckten paarigen Duftbüschel von Stilpnotia salicis aus umgewandelten Tastborsten der Laminae abdominales hervorgegangen und finden sich demgemäß auf dem letzten Segment im Umkreis der Vaginamündung. Endlich beschreibt Freiling noch ein von Doflein aufgefundenes Duftbüschel bei einem indischen Tagfalter, Euploea asela ♀, bei dem ein Kranz von Duftschuppen den Hinterrand des 8. Segments umgibt, während ein paariges Duftbüschel zu beiden Seiten der vorhergehenden Intersegmentalfalte gelegen ist. Vielleicht

dürften hierher auch die Schuppenbüschel zu rechnen sein, die sich bei einigen einheimischen Tagfaltern (Papilio machaon L., Argynnis-Arten u. a.) in der letzten Abdominalfalte vorfinden.

In der Histologie (vgl. Taf. XV, Fig. 12—22) gleichen sich die Duftorgane alle insofern, als die Hypodermis überall zu einem mehr oder minder stark entwickelten Drüsenepithel mit großen Kernen umgewandelt ist, dessen Plasma in den meisten Fällen von zahlreichen großen und kleinen Sekretvakuolen durchsetzt wird. Diese Vakuolen stehen gewöhnlich in naher Beziehung zu dem Zellkern und führen bei starker sekretorischer Tätigkeit zuweilen auffällige Umformungen desselben herbei. Die Zellgrenzen sind häufig scharf ausgeprägt und gut zu erkennen (vgl. Taf. XV, Fig. 12—19); sie können aber auch in manchen Fällen fast ganz verschwinden, so daß dann die Hypodermis ein synzytienartiges Aussehen erhält (Fig. 20—22). Bei den Duftbüscheln führen feine Plasmastränge durch das Chitin in den Stiel der Duftschuppe, die in ihrem Innern von einem maschigen Netzwerk erfüllt ist (siehe Textfig. 24). Die Oberseite der Duftschuppe trägt eine große Anzahl feiner, paralleler Längsleisten, während die Rückseite im allgemeinen glatt ist und nur wenige flache Ausbuchtungen in Gestalt von Längsrippen aufweist (vgl. Textfig. 25).

Die Art und Weise, wie nun bei den meisten der obengenannten Duftbüschel der von den Drüsenzellen produzierte Duftstoff nach außen gelangt, ist schon bei der Besprechung von Agrotis fimbria L. kurz dargestellt worden. Anders liegen die Verhältnisse jedoch bei den intersegmentalen Duftorganen. Hier wird ja, wie wir sahen, das sezernierende Drüsenepithel überall von einer mehr oder weniger dicken Chitinschicht überlagert, die scheinbar das Organ vollkommen dicht gegen die umgebende Luft abschließt. Von vornherein scheint es daher, als müßten notwendig in diesem Chitin Durchlässe in Gestalt von Poren vorhanden sein, die dem Sekret erst einen Ausweg aus dem Körper des Tieres ermöglichten. So hat z. B. Illig (18) derartige Poren in den Duftfeldern unserer Sphingiden nachgewiesen, und auch Dreyling (9) fand das Chitin über den wachsbereitenden Drüsen der Bienen mit ähnlichen, äußerst feinen Kanälchen durchsetzt, die aber wegen ihrer Feinheit nur sehr schwer zu erkennen waren. Man kann hier also bei der Untersuchung leicht etwas übersehen, zumal außerdem das Auffinden derartig winziger Kapillaren auch durch die besonderen Licht-

brechungsverhältnisse des Chitins ganz besonders erschwert wird. Als ich daher meine Präparate auf etwaige Poren in der Chitincuticula hin näher untersuchte, wandte ich bei sehr starker Vergrößerung die verschiedensten Beleuchtungsmethoden an, um nach Möglichkeit vor einem Irrtum geschützt zu sein, und versuchte es schließlich auch mit der Dunkelfeldbeleuchtung im Ultramikroskop[1]) Es war mir jedoch nirgends möglich, wirkliche typische Poren aufzufinden, die in geradem Verlauf die Chitinwand quer durchbohrt hätten. Statt dessen fiel es mir aber jetzt noch in weit stärkerem Maße auf, wie ungeheuer locker die lamellöse Schichtung des Chitins an vielen Stellen über den Duftdrüsen war. Die ganze Chitinschicht bestand stellenweise tatsächlich nur noch aus einzelnen, ganz dünnen Häutchen, zwischen denen breite Hohlräume klafften (siehe Taf. XV, Fig. 23), und in einzelnen Fällen waren diese Hohlräume zu regelrechten Gängen von fast rundem Querschnitt erweitert worden, die zwischen den Chitinlamellen wie ein Netz von Kanälen entlang zogen (s. Taf. XV, Fig. 24 *gn*). Man vergleiche einmal mit der lockeren Struktur dieser Chitinschichten die dichte, gelbpigmentierte Außenzone des Chitins auf den Tergiten und Sterniten selbst, wie wir sie in Fig. 25, Taf. XV sehen. Hier haben wir die Chitinbedeckung des 8. Sterniten eines Mondvogels im Längsschnitt vor uns und sehen, daß deren äußere Schicht (*ch:a*) durch und durch homogen ausgebildet ist und nicht die geringste Schichtung erkennen läßt. Die Pigmentzone geht auch nicht etwa allmählich in die Lamellenschichten über, sondern hebt sich sehr deutlich gegen diese ab und greift z. T. mit zapfenartigen, scharf umgrenzten Fortsätzen tief in das innere Chitin ein. Auch die Lamellenschichten selbst (*ch:b* und *c*) sind noch ziemlich homogen und lassen nur in den untersten Schichten eine Gliederung in einzelne Lamellen schärfer hervortreten.

Eine derartig dichte Chitincuticula müßte also wohl das Körperinnere eines Falters fast hermetisch gegen die Außenwelt abschließen; nicht so aber das aus einzelnen getrennten Lamellen bestehende Chitin über den Duftdrüsen. Hier ist es sehr wohl denkbar, daß der ausgeschiedene Duftstoff von innen her in die weiten Hohlräume und Gänge eindringt, die das Chitin bis dicht unter die Oberfläche durchziehen, und so schließlich die ganze

1) Für die Erlaubnis, die zu diesen Untersuchungen erforderlichen Instrumente benutzen zu dürfen, bin ich dem hiesigen physiologischen Institut zu großem Dank verpflichtet.

Chitinschicht von dem Sekret vollkommen durchtränkt wird, bis dieses dann durch das letzte feine Häutchen nach außen diffundiert und hier zur Verdunstung gebracht wird. FREILING nimmt diese Art des Sekretaustrittes bei den von ihm untersuchten intersegmentalen Duftorganen (Orgyia antiqua und Bombyx mori) ohne weiteres an, und sie scheint auch mir eben infolge der lockeren Chitinstruktur über den Duftdrüsen am einleuchtendsten zu sein. Daß aber tatsächlich hier ein Sekret ausgeschieden wird, kann man, wie wir oben sahen, am lebenden Tier in vielen Fällen selbst deutlich beobachten, und die Duftsäcke der Argynnis-Falter findet man ja auch nach der Fixierung häufig noch dicht von einem solchen Duftstoff erfüllt.

Dagegen ist es bisher noch niemals gelungen, bei irgendeinem Schmetterlingsweibchen den ausströmenden Lockduft wirklich wahrzunehmen. STANDFUSS (46) und FREILING haben beide trotz mannigfacher Beobachtungen nur negative Resultate gehabt, und auch ich konnte selbst bei Formen mit hochentwickeltem Duftorgan, die in großer Zahl im engen Raum beisammen saßen, nirgends eine Spur davon bemerken, auch nicht, wenn der Duftapparat offenbar in vollster Tätigkeit war. Und dennoch beweisen die zahlreich angestellten Versuche mit absoluter Sicherheit, daß von vielen weiblichen Faltern ein solcher Geschlechtsgeruch ausgeht, wenn er auch jedenfalls so außerordentlich fein ist, daß er nur von den hochentwickelten Sinnesorganen der männlichen Schmetterlinge wahrgenommen werden kann.

Ich möchte nun nicht verfehlen, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. J. MEISENHEIMER, für die freundliche Unterstützung, mit der er mir während der Anfertigung der vorliegenden Arbeit jederzeit helfend und ratend zur Seite gestanden hat, meinen besten Dank auszusprechen.

Jena, im Januar 1913.

Literaturverzeichnis.

1) Aurivillius, Chr., „Über sekundäre Geschlechtscharaktere nordischer Tagfalter.“ Bihang till Kongl. Svenska Vetenskaps-Academiens Handlingar, Bd. V. Stockholm 1878/80.

2) Bertkau, Ph., „Über Dufteinrichtungen einiger Schmetterlinge“ aus Entomolog. Miszellen. Verh. d. naturhistor. Vereins der preuß. Rheinlande u. Westfalens. 1884.

3) Borgert, H., „Die Hautdrüsen der Tracheaten“. Jena 1891.

4) Carus, J. V., „Icones Zootomicae, Evertebratae“. Leipzig 1857.

5) Combes, P., „Les glandes à parfum des Lépidoptères“. Le Cosmos N. S. T. 50. 1904.

6) Dalla-Torre, K. W. v., „Die Duftapparate der Schmetterlinge“. Komos, Jahrg. 1885, Bd. II.

7) Deegener, P., „Das Duftorgan von Phassus schamyl. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1905, Bd. LXXVIII.

8) Deschamps, M. B., „Recherches microscopiques sur l'organisation des ailes des Lépidoptères“. Ann. des sciences. 1835, 2. Serie, T. III.

9) Dreyling, L., „Die wachsbereitenden Organe bei den gesellig lebenden Bienen“. Zool. Jahrb. (Morphol.) 1906, Bd. XXII.

10) Eckstein, K., „Der Baumweißling, Aporia crataegi Hb.“ Zool. Jahrb. (System.) 1892, Bd. VI.

11) Freiling, H. H., „Duftorgane der weiblichen Schmetterlinge nebst Beiträgen zur Kenntnis der Sinnesorgane auf dem Schmetterlingsflügel und der Duftpinsel der Männchen von Danais und Euploea“. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1909, Bd. XCII.

12) Guenther, K., „Über Nervenendigungen auf dem Schmetterlingsflügel“. Zool. Jahrb. (Anat. u. Ontolog.) 1901, Bd. XIV, H. 4.

13) Haase, E., „Über sexuelle Charaktere bei Schmetterlingen“. Zeitschr. f. Entomologie, Neue Folge, H. 9.

14) Hagen, H., „Über ein eigentümliches Organ in der Begattungstasche zweier Tineiden und dessen Bedeutung für die Befruchtung“. Zool. Anz. 1882, Bd. V.

15) Hayek, G. v., „Handbuch der Zoologie“, Bd. II. Wien 1881.

16) Henneguy, L. F., „Les Insectes“. Paris 1904.

17a) Henseval, M., „Les glandes à essence du Cossus ligniperda“. La Cellule 1897, Tome XII.

17b) Ders., „Recherches sur l'essence du Cossus ligniperda“. La Cellule 1897, Tome XII.

18) Illig, K. G., „Duftorgane der männlichen Schmetterlinge“. Bibliotheka zoologica 1902, Heft XXXVIII.

19) Jackson, V. H., „Studies in the Morphology of the Lepidoptera“. I. Transact. Linn. Soc. 1890.

20) Köhler, F., „Die Duftschuppen der Gattung Lycaena auf ihre Phylogenie hin untersucht“. Zool. Jahrb. (System.) 1900, Bd. XIII.

21) Korschelt, E., „Über die Struktur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen“. Arch. f. mikrosk. Anat. 1896, Bd. XLVII.

22) Korschelt und Heider, „Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere". Spezieller Teil, Heft 2. Jena 1890.
23) Krauss, H., „Die Duftdrüse der Aphlebia bivittata". Zool. Anz. 1890, Bd. XIII.
24) Leydig, F., „Zur Anatomie der Insekten". Arch. f. Anat. Physiol. u. wiss. Medizin, Jahrg. 1859.
25) Linstow, v., „Duftorgane der Schmetterlinge und ein neuer Duftapparat bei einem männlichen Spanner". (Bapta temerata ♂.) Int. Entomolog. Zeitschr. Guben 1912. (6. Jahrg., Nr. 20.)
26) Meves, Fr., Zur Struktur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen". Arch. f. mikrosk. Anat. 1897, Bd. XLVIII.
27) Müller, Fr., „Die Stinkkölbchen der weiblichen Maracujáfalter". Zeitschr. f. wiss. Zool. 1878, Bd. XXX.
28) Ders., „Beobachtungen an brasilianischen Schmetterlingen". Kosmos I u. II, 1877/78.
29) Ders., „Über Haarpinsel, Filzflecke und ähnliche Gebilde auf den Flügeln männlicher Schmetterlinge". Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XI. Jena 1877.
30) Petersen, W., „Über die Ungleichzeitigkeit in der Erscheinung der Geschlechter bei Schmetterlingen". Zool. Jahrb. (System.) 1892, Bd. VI.
31) Ders., „Beiträge zur Morphologie der Lepidopteren". Mém. de l'Académie imp. des Sciences de St. Pétersbourg 1900, 8. Série, Tome IX, No. 6.
32) Ders., „Über die Spermatophoren der Schmetterlinge". Zeitschr. f. wiss. Zool. 1907, Bd. LXXXVIII.
33) Pierce, F. N., „The Genitalia of the Group Noctuidae of the Lepidoptere of the British Islands". Liverpool 1909.
34) Rebel, H., „Berges Schmetterlingsbuch", 9. Auflage. Stuttgart 1910.
35) Röhler, E., „Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Insekten". Zool. Jahrb. (Anat.) 1905, Bd. XXII.
36) Saling, Th., „Zur Kenntnis der Entwicklung der Keimdrüsen von Tenebrio molitor." Zeitschr. f. wiss. Zool. 1907, Bd. LXXXVI.
37) Schäffer, C., „Beiträge zur Histologie der Insekten". Zool. Jahrb. (Anat.) 1889, Bd. III.
38) Schneider, R., „Die Schuppen auf den verschiedenen Flügel- und Körperteilen der Lepidopteren". Halle 1878.
39) Seitz, A., „Allgemeine Biologie der Schmetterlinge". Zool. Jahrb. (System.) 1891 u. 1894, Bd. V u. VII.
40) Semper, C., „Über die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Schmetterlingen". Zeitschr. f. wiss. Zool. 1857, Bd. VIII.
41) Siebold, v., „Die Spermatozoën der wirbellosen Tiere". 4. Teil: Die Spermatozoën in dem befruchteten Insektenweibchen. Arch. f. Anat. und Physiol. 1837.
42) Ders., „Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere". Berlin 1848.

43) Spuler, A., „Über Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders der Schmetterlinge“. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1892, Bd. LIII.
44) Ders., Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues und der Phylogenie der Flügelbedeckung der Schmetterlinge“. Zool. Jahrb. (Morph.) 1895, Bd. VIII.
45) Ders., „Die Schmetterlinge Europas“. Stuttgart 1908.
46) Standfuss, M., „Handbuch der paläarktischen Groß-Schmetterlinge für Forscher und Sammler“, 2. Aufl. Jena 1896.
47) Stitz, H., „Geschlechtsapparate der Mikrolepidopteren“. Zool. Jahrb. (Anat.) 1907/08, Bd. XIV u. XV.
48) Stobbe, R., „Die abdominalen Duftorgane der männlichen Sphingiden und Noctuiden“. Zool. Jahrb. (Anat.) 1912, Bd. XXXII.
49) Urech, F., „Chemisch-analytische Untersuchungen an lebenden Raupen, Puppen und Schmetterlingen und an ihren Sekreten“. Zool. Anz. 1890, Bd. XIII.
50) Verson, E., „Das Hautdrüsensystem bei Bombyciden“. Zool. Anz. 1890, Bd. XIII.
51) Weismann, A., „Über Duftschuppen“. Zool. Anz. 1878, Bd. I.
52) Zander, E., „Zum Genitalapparat der Lepidopteren“. Zool. Anz. 1905, Bd. XXVIII.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. XIV.

Fig. 1. Hinterleibsende eines Phalera bucephala-Weibchens mit Duftfeld in seitlicher Ansicht. Vergr. 18 : 1.

Fig. 2. Hinterleibsende eines Pygaera pigra-Weibchens mit Duftring in seitlicher Ansicht. Vergr. 18 : 1.

Fig. 3. Hinterleibsende eines Pterostoma palpinum-Weibchens mit ausgestülpten Duftringen in seitlicher Ansicht. Vergr. 18 : 1.

Fig. 4. Hinterleibsende eines Cucullia verbasci-Weibchens mit ausgestülptem Duftring in dorsaler Ansicht. Vergr. 25 : 1.

Fig. 5. Hinterleibsende eines Dasychira pudibunda-Weibchens mit ausgestreckter dorsaler Duftfalte, schräg von oben und hinten gesehen. Vergr. 25 : 1.

Fig. 6. Hinterleibsende eines Hypocrita iacobaeae-Weibchens mit durchschimmernden dorsalen Duftröhren und deren Ausmündung in dorsaler Ansicht. Vergr. 18 : 1.

Fig. 7. Hinterleibsende eines Saturnia pavonia-Weibchens mit teilweise ausgestülptem ventralen Duftsack, von der Bauchseite gesehen. Vergr. 24 : 1.

Fig. 8. Hinterleibsende eines Aglia tau-Weibchens mit ventralem Duftfeld und Duftbüscheln, von der Bauchseite gesehen. Vergr. 18 : 1.

Taf. XV.

Fig. 9. Hinterleibsende eines Argynnis paphia-Weibchens mit ausgestülpten dorsalen Duftsäcken in seitlicher Ansicht. Vergr. 18 : 1.

Fig. 10. Hinterleibsende eines Argynnis adippe-Weibchens mit ausgestülpten dorsalen Duftsäcken und gesträubtem Schuppenring in der letzten Intersegmentalfalte; Seitenansicht. Vergr. 18:1.

Fig. 11. Hinterleibsende eines Agrotis fimbria-Weibchens mit ventralem Duftbüschel, von der Bauchseite gesehen. Verg. 11:1.

Fig. 12. Teil eines Sagittalschnittes durch das Duftfeld von Phalera bucephala L. ♀. Vergr. 325:1.

Fig. 13. Teil eines Querschnittes durch den Duftring von Pygaera curtula L. ♀. Vergr. 325:1.

Fig. 14. Teil eines Sagittalschnittes durch das Duftorgan von Pterostoma palpinum L. ♀. Vergr. 325:1.

Fig. 15. Teil eines Sagittalschnittes durch den Duftring von Cucullia verbasci L. ♀. Vergr. 590:1.

Fig. 16. Teil eines Sagittalschnittes durch den Duftring von Colocasia coryli L. ♀. Vergr. 590:1.

Fig. 17. Teil eines Sagittalschnittes durch eine dorsale Duftröhre von Hypocrita iacobaeae L. ♀. Vergr. 590:1.

Fig. 18. Teil eines Sagittalschnittes durch den Duftsack von Saturnia pavonia L. ♀. Vergr. 325:1.

Fig. 19. Teil eines Sagittalschnittes durch das ventrale Duftfeld von Caligula japonica ♀. Vergr. 325:1.

Fig. 20. Teil eines Sagittalschnittes durch das ventrale Duftfeld von Aglia tau L. ♀. Vergr. 325:1.

Fig. 21. Teil eines Sagittalschnittes durch einen eingestülpten dorsalen Duftsack von Argynnis paphia L. ♀. (Knickstelle.) Vergr. 590:1.

Fig. 22. Teil eines Längsschnittes durch die Glandulae odoriferae von Argynnis adippe L. ♀. Vergr. 325:1.

Fig. 23. Schnitt durch das Chitin über dem ventralen Duftfeld von Aglia tau L. ♀. Vergr. 750:1.

Fig. 24. Schnitt durch das Chitin des Duftringes von Pygaera curtula L. ♀. Vergr. 750:1.

Fig. 25. Schnitt durch die Chitinbedeckung am Vorderrande des 8. Sterniten von Phalera bucephala L. ♀. Vergr. 400:1.

Zeichenerklärungen.

af After.
ah Anhangsdrüse.
alv Alveole.
as Afterschopf.
bc Bursa copulatrix.
bl Blutflüssigkeit.
ch Chitin.
a gelbpigmentierte Außenschicht.
b dunkel färbbare äußere Zone. } der Lamellenschicht.
c farblose Innenschicht. } der Lamellenschicht.

cad Fettkörper.
chf Chitinfeld.
chn Chitinnadel.
chp „ platte.
chr „ ring.
chsp „ spange.
chst „ stachel.
chv „ verdickung.
chz „ fortsatz.
csp Canalis spiralis.
D Darm.
dbü Duftbüschel.
df „ falte oder feld.

dgr Duftgrube.
dh „ haar.
dk Drüsenkern.
dr Duftring oder -röhre.
drc Drüsenkanal.
ds Duftsack.
dsch „ schuppe.
dsc Ductus seminalis.
eh Ovidukterweiterung, in der ursprünglich ein Ei gelegen.
ep erhöhtes Drüsenepithel.
gel Gelenk.
gl. od Glandulae odoriferae.
gl. seb Kittdrüsen.
gn Chitingang.
gr Duftfeldgrenze.
H Herz.
hy Hypodermis.
Is Intersegmentalfalte.
kl Kloake.
l. abd Laminae abdominales.
M Muskelmasse.
ma Maschenwerk.
mdg Mündung der Duftsäcke.
n Nukleolus.
obc Orificium der Bursa copulatrix.
ov Ovidukt.
ov. c Oviductus communis.
Pl Pleuren.
prs Protoplasmastrang.
r Rippen.
retr Retraktormuskel.
rs Receptaculum seminis.
sb Sinnesborsten.
schr Schuppenring.
se Sekret.
Sp Spermatophorenpfropf.
s. seb Kittsäcke.
tr Tracheen.
v Vakuolen.
vag Vaginamündung.
vest Vestibulum.
zg Zellgrenze.
5—9, V–IX } Bezeichnung der Segmente..



Druck von Ant. Kämpfe, Jena.

Buchdruckerei Ant. Kämpfe, Jena.

JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT ZU JENA

FÜNFZIGSTER BAND

NEUE FOLGE, DREIUNDVIERZIGSTER BAND

DRITTES HEFT

MIT 80 FIGUREN IM TEXT UND 8 TAFELN

Inhalt:

PREIS: 20 MARK





JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1913

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.

Ausgegeben am 13. September 1913.

Beiträge zur Kenntnis der Vogellymphknoten.

Von

Hubert Fürther, approb. Tierarzt aus Reit i. W. (Bayern).

Mit Tafel XVI—XVII und 15 Textfiguren.

Historisches.

Nachdem es im Jahre 1651 dem jungen Anatomen OLAUS RUDBECK zu Upsala als erstem gelungen war, das Chylus- und Lymphgefäßsystem beim Hunde als besonderes geschlossenes Gefäßsystem zu erkennen und darzustellen, und THOMAS BARTHOLINUS der neuen Entdeckung durch seine Veröffentlichungen zur raschen Verbreitung verholfen hatte, erfuhren die Kenntnisse über dieses Organsystem einen schnellen Ausbau. Mit bewundernswertem technischen Geschick und großem Fleiß untersuchte man die verschiedensten Tierordnungen, und zwar nicht blos Säuger, sondern auch andere Wirbeltiere. Die ersten, die auch Vögel in den Kreis der Untersuchungen einbezogen, waren PEYER (29) und MARTIN LISTER (20). Ihre Arbeiten haben natürlich nur mehr historischen Wert. Ungefähr aus derselben Zeit stammt das Injektionspräparat der Lymphgefäße der Beckenhöhle des Huhnes, das SWAMMERDAM der Royal Society of London einsandte (2). Weiterhin erkannte JACOBOEUS (16) wahrscheinlich echte Lymphgefäße im Mesenterium eines Storches, J. LANG (17) fand solche in der Ente, und WILLIAM HUNTER (15) wies 1762 Lymphgefäße und als erster auch Lymphknoten am Halse eines Schwanes nach. Verdient um die Kenntnis des Saugadersystem der Vögel machten sich ferner A. MONRO (25) und vor allem W. HEWSON (13), der seiner 1768 erschienenen Veröffentlichung eine Abbildung des Lymphsystems der Gans beifügte. Der Vollständigkeit halber seien hier noch erwähnt die Untersuchungen MAGENDIES (21), der in seinen „Mémoires“ die Befunde seiner Vorgänger nachprüfte, dem aber die Präparation der Lymphgefäße nur zum Teil gelang, weshalb er folgerte, daß bei den Vögeln die Venen die Funktionen der Lymphgefäße übernähmen, sowie die Anatomie TIEDEMANNS

(35), der insofern einem Irrtum zum Opfer fiel, als er die bei Vögeln bis ins Alter bestehen bleibenden Thymusläppchen für Lymphknoten hielt. Mit den Fortschritten der Injektionstechnik wird die topographische Darstellung des Lymphgefäßsystems feiner und zuverlässiger, und es sind, soweit die Untersuchungen sich auf Vögel beziehen, vor allem die Arbeiten FOHMANNS (7), LAUTHS (19) und PANIZZAS (27) wichtig. Diese drei Autoren nahmen Quecksilberinjektionen des Lymphsystems bei Gänsen vor und ihre im einzelnen zwar nicht vollständigen Arbeiten ergänzen sich gegenseitig derart, daß nunmehr das Lymphgefäßsystem der Gans als makroskopisch völlig bekannt zu erachten ist. Man hat sich mit dem bis zu diesem Zeitpunkt Bekannten bis in die jüngste Zeit begnügt, und die Werke über Anatomie und Naturgeschichte der Vögel bringen über das Lymphgefäßsystem nur dürftige, meist gegenseitig entlehnte Angaben [MECKEL (24), GURLT (12), MARSCHALL (23), GADOW (8)], desgleichen wird in den Lehrbüchern der vergleichenden Anatomie dieses Kapitel in ganz knappen Schilderungen erledigt [GEGENBAUR (9), WIEDERSHEIM (36), ELLENBERGER und BAUM (5), MARTIN (22), BARTELS (1)]. Eine Beschreibung des Lymphgefäßsystems der Ente aus neuerer Zeit, wenn auch nicht auf eigenen Untersuchungen beruhend gibt ROB. MÜLLER (26) gelegentlich einer Arbeit über den TANNENBERGschen Körper.

Speziell die mikroskopische Struktur der Lymphknoten, deren Vorkommen nach dem eben Gesagten seit langem festgestellt war, fand wenig Beachtung. Trotzdem man vermuten durfte, daß einerseits der Spärlichkeit ihrer Zahl wegen, andererseits deshalb, weil die Vögel die ersten mit derartigen Organen versehenen Vertreter der Wirbeltierreihe sind, ein Vergleich der Vogellymphknoten mit denen der Säuger manche Besonderheit ergeben werde, wurden sie erst in allerletzter Zeit untersucht und zwar von FLEURY (6), RETTERER (30) und PENSA (28). Auf die Arbeiten FLEURYS und PENSAS, von denen besonders die letztere öfter zu erwähnen sein wird, da sie auch teilweise die Entwicklungsgeschichte der Lymphknoten umfaßt, soll weiter rückwärts von Fall zu Fall eingegangen werden. Die Untersuchungen RETTERERS spielen für die vorliegende Bearbeitung eine ganz untergeordnete Rolle. RETTERER gründet nämlich seinen Vergleich zwischen Vogel- und Säugerlymphknoten hauptsächlich auf Analogien in der Entwicklung, er hat dabei aber die Entwicklung der Vogellymphknoten gar nicht verfolgt, sondern gewinnt seine diesbezüg-

lichen Resultate lediglich auf Grund des Studiums der Lymphknoten junger Enten, deren Alter er immerhin schon auf ungefähr zwei Monate angibt. Auch in dem, was er über die Entwicklung der Säugerlymphknoten sagt, kommt RETTERER zu Resultaten, die ganz im Gegensatz stehen zu denen anderer entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen. — Aufzuführen wäre noch die Arbeit BUDGES (3) über das Lymphsystem des Hühnerembryos. Es handelt sich um eine nicht abgeschlossene, aus den hinterlassenen Papieren des Verfassers durch W. HIS zusammengestellte Bearbeitung, die hauptsächlich den sog. ersten Lymphkreislauf d. h. den der Keimscheibe und der Körperhöhlen beschreibt, während das über den zweiten, d. h. den nach Ausbildung der Ductus thoracici in den Organen des Embryos entstehenden Kreislauf Gesagte nur sehr unvollständig ist.

Auch mit der Pathologie der Vogellymphknoten hat man sich bereits beschäftigt, doch ist zweifellos, daß die sorgfältig gesammelten Beschreibungen LARCHERS (18) hauptsächlich auf Verwechslungen anderer Organe mit Lymphknoten beruhen.

1. Anatomische Lage der Lymphknoten.

Von den Angaben der älteren Autoren über die Verbreitung der Lymphknoten im Vogelkörper mögen nur die hier Erwähnung finden, die auf zweifellos richtigen Beobachtungen beruhen. LAUTH (19) betont den gänzlichen Mangel von Lymphknoten „mit Ausnahme einiger, die von den Lymphgefäßen des Halses und manchmal von denen der Flügel gebildet werden“ und welche „in der unteren Halspartie jederseits auf der Jugularis“ gelegen sind. „In allen übrigen Körperregionen sind die Lymphknoten ersetzt durch beträchtliche Plexus.“ PANIZZA (27) scheint die Arbeit LAUTHS nicht gekannt zu haben. Er gibt von seinem Injektionspräparat der Gans eine hervorragende Abbildung der Beckenregion, und hat die von ihm so benannten Lumbaldrüsen gefunden, die er als „etwas kaudalwärts von der Geschlechtsdrüse zu seiten der Aorta liegend“ beschreibt. Hingegen war es ihm anscheinend nicht gelungen die Brustlymphknoten als solche zu erkennen, denn er sagt, daß „die Lymphgefäße, die die Jugularvenen begleiten, in ihrem Endverlauf verschiedene Plexus bilden, die ebenfalls kleinen Lymphknötchen gleichen“. GADOW (8) sagt: „Lymphdrüsen, d. h. in den Verlauf der Lymphgefäße eingeschaltete Drüsen zur Bildung der Lymphkörperchen finden sich

bei den Vögeln nicht im Mesenterium, auch die bei den Säugern so zahlreichen Inguinal-, Achsel-, Halsdrüsen fehlen ihnen.“ Im übrigen wiederholt er wörtlich die oben zitierte Angabe Lauths. Baum (5) und Martin (22) äußern sich nahezu übereinstimmend ungefähr so: „Die Vögel haben nur wenige und kleine Lymphdrüsen; sie kommen nur vereinzelt am kaudalen Ende des Halses, sowie am Brusteingang und an der Wurzel der Flügel und der Schenkel vor. Mesenterialdrüsen fehlen gänzlich.“ Fleury (6), der zwar in der „Historique“ seiner Arbeit Panizza mit aufzählt, trotzdem aber „bei zehn untersuchten Gänsen nie andere als die Lymphknoten am Brusteingang“ fand, gibt von deren Lage eine schematisierte Textfigur und etwa folgende Beschreibung: „Die Lymphknoten liegen beinahe im Niveau der beiden ersten Rippen, d. h. auf der Ventralseite der Lungen, von denen sie durch fibröse Lamellen geschieden sind. Man kann sie der Hals- oder Brustregion zurechnen, je nachdem man bei der Feststellung der Lage von den zugehörigen Lymphgefäßen ausgeht — und diese gehören zum Halse — oder von der topographischen Lage, welche in der Brust ist. Der rechte Lymphknoten liegt einwärts von der Jugularis und ist bedeckt vom Truncus brachiocephalicus dexter. Links ist der Lymphknoten näher der Jugularis gelagert, zum Teil durch diese bedeckt und sein oberer Rand überragt auf der Halsseite den linken Truncus brachiocephalicus.“ Pensa (28) sagt: „Die Brustlymphknoten sind der medialen Fläche des Endverlaufs der Jugularis und dem Anfangsteil der Vena cava anter. angelagert, ventral von der Lungenspitze.“ „Die Lumbaldrüsen liegen zu beiden Seiten der Aorta, ihr kaudales Ende ist ca. 4 cm von dem Ursprungspunkt der Art. pudendae und ihr Kranialende ca. 1 cm kranial vom Ursprung der Art. crurales entfernt.“

Die vorstehenden Angaben, trotzdem sie im allgemeinen zutreffend sind, geben bei ihrer Knappheit und ohne Unterstützung von Abbildungen kein so anschauliches Bild, daß sie die Auffindung der nicht gerade leicht zu bemerkenden Lymphknoten ohne weiteres ermöglichten. Um also einerseits die gegebenen Schilderungen über die Lage etwas zu ergänzen, und andererseits um die Einschaltung der Lymphknoten in die Lymphbahnen — das wesentlichste Kriterium, um einen Lymphknoten als solchen anzusprechen, — kennen zu lernen, versuchte ich das Lymphgefäßsystem, wenigstens in seinen Hauptstämmen, durch Injektion darzustellen. Ich benützte dazu als Untersuchungsobjekt für die gröbere Anatomie hauptsächlich die Gans (Anser domesticus), zu-

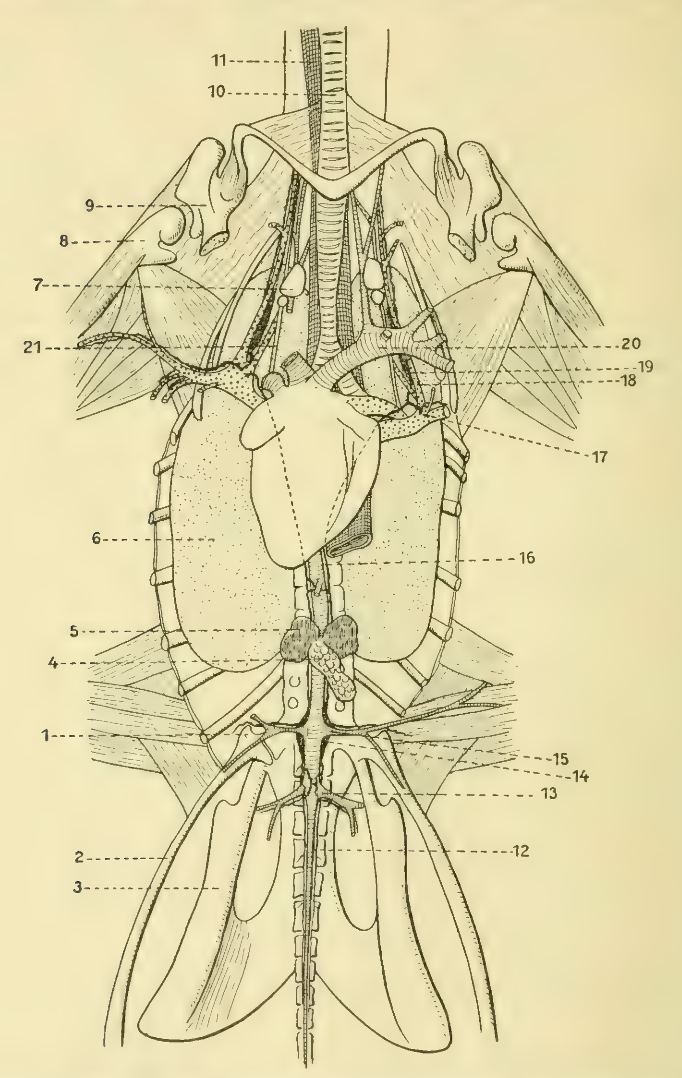
nächst weil bei der relativen Größe dieses Tieres die geringsten technischen Schwierigkeiten zu gewärtigen waren, ferner auch deshalb, weil die Autoren sich ausnahmslos dieses Tieres zu ihren Studien bedient hatten — ein auffallender Umstand, auf den später noch zurückgekommen werden soll.

Anmerkung: Als Injektionsmasse verwendete ich nach verschiedenen Mißerfolgen mit wässerigen und gelatinösen Farblösungen das Gemisch von GEROTA (10), jedoch in der Modifikation wie sie BARTELS (1) empfiehlt. Die Injektion in die Lymphbahnen direkt gelang mir mangels der notwendigen feinen Instrumente schlecht; ich verfuhr daher nach den Angaben PANIZZAS, der die an Lymphspalten überaus reichen Schwimmhäute als Injektionsstelle benutzte. Auf diese Weise gelang es mühelos die Extremität, die Beckenregion, die Duct. thoracici und auf kurze Strecken hin sogar die vom Mesenterium kommenden Lymphgefäße zu füllen, was bei der Spärlichkeit der Klappen in den Lymphbahnen leicht begreiflich ist. Da aber von den Duct. thor. aus die Farblösung in die vorderen Hohlvenen gelangte, so war zur Darstellung der Lymphwege der Brust, des Halses und der Flügel eine Injektion von anderen Stellen aus notwendig. Der Versuch durch Einstich in den Lymphknoten die Lymphwege zu füllen, scheiterte, da man einerseits fast regelmäßig bei der Präparation der tiefliegenden Lymphknoten ein Lymphgefäß beschädigt, durch das dann die Injektionsflüssigkeit austritt, ferner weil die Brustlymphknoten durch kurze weite Gänge mit den Hohlvenen oder sogar mit den Jugularen in Verbindung stehen und die eingespritzte Masse hauptsächlich diesen Abfluß nimmt. Auch die subkutane Injektion an beliebiger Stelle versagte, offenbar infolge des Mangels von Unterhautlymphgefäßen, welchen Umstand schon LAUTH feststellte. Schließlich gelang aber die Injektion auf diese Weise doch noch, indem ich Stellen wählte, an denen die Injektionsflüssigkeit einen gewissen Gegendruck erfuhr, z. B. am Übergang der Wachshaut des Schnabels zur Haut, besonders im Schnabelwinkel, ferner an der Spitze der Flügel, wo die Haut sehr arm ist an Unterhautgewebe und die Knochen daher ziemlich straff überspannt.

Der Verlauf der Hauptlymphstämme ist folgender (vgl. hierzu Textfig. 1):

a) hintere Extremität: Aus einem starken Geflecht am Tibio-Metatarsalgelenk geht ein Gefäß hervor, das der Vena tibialis dicht anliegend zwischen dieser und dem Knochen verläuft, dann weiterhin die V. femoralis begleitet, nachdem es besonders aus der Gegend des Kniegelenkes mehrere Zuflüsse erhalten und das beträchtliche Begleitgefäß der aus den Musc. gastrocnemii kommenden Vene aufgenommen hat. Zu einer Geflecht- oder Lymphknotenbildung kommt es dabei an dieser Stelle nicht. Sich ganz allmählich durch zarte aus den Oberschenkel- und Hüftmuskeln

eintretende Gefäßchen verstärkend, nähert sich der Lymphstamm dem Becken, wendet sich aber kurz vor dem Eintritt der Vene



Textfig. 1. Gans von der Ventralseite nach Entfernung der Bauchorgane und Nieren. *1* Spina iliopubica, *2* Os pubis, *3* Os ischii, *4* Ovarium, *5* Parovarium, *6* Lunge, *7* Schilddrüse und Nebenschilddrüse, *8* Oberarm, *9* Coracoid, *10* Trachea, *11* Ösophagus, *12* Art. sacral. med., *13* Art. ischiad., *14* Lumbalknoten, *15* Art. iliaca, *16* Duct. thorac. sin., *17* Vena cava sin. mit Mündungsstelle der Lymphgefäße, *18* Ven. jugul. sin., *19* Cervicothorakalknoten, *20* Truncus brachiocephalicus sin., *21* N. vagus.

ins Abdomen (zwischen der letzten Rippe und der Spina iliopubica (Textfig. 1 *1*) in einem kranial gerichteten Bogen von der Vene

ab und dem vorderen Rand der Arteria iliaca externa (Baum) [= A. femoralis profunda (Panizza) = A. cruralis (Gadow, Müller)] zu, mit der zusammen er ins Becken eintritt, um nun nach kurzem Verlauf ins vordere Drittel des längs der Aorta liegenden Lymphknotens (Textfig. 1 *14*) einzumünden.

b) Becken: Am Ausgangs des Beckens, wo die beiden lateralen Beckenvenen (V. hypogastricae) durch einen Querast verbunden sind, gewahrt man am injizierten Präparat dicht unter diesen Venenstämmen liegend zwei zarte bläschenförmige Erweiterungen, die sog. Lymphherzen, in welche von verschiedenen Richtungen Lymphgefäßchen einmünden. Aus jedem dieser Lymphherzen geht ein Gefäß hervor, das sich der betreffenden Seite der A. sacral. med. anlegt und dicht unter der Wirbelsäule kopfwärts verläuft. Es nimmt unterwegs wenige kurze Lymphstämmchen aus dem Becken auf, wird an der Abzweigungsstelle der A. ischiadicae (Textfig. 1 *13*) durch das beträchtliche Begleitgefäß dieser Arterien verstärkt, und ist an dieser Stelle mehrfach durch Anastomosen mit seinem Parallelgefäß verbunden. Im weiteren Verlauf geht es direkt in das hintere Ende des Lymphknotens über.

c) Lumbalknoten und Ductus thoracici: Dem ganzen eben beschriebenen Lymphgefäßsystem der hinteren Körperhälfte gehört nur ein Paar Lymphknoten an, die von ihrem Entdecker Panizza so benannten Lumbalknoten. Ihre topographische Lage geht aus den Textfig. 1 und 3 hervor. Nach Exenteration der Bauchorgane und vorsichtiger Entfernung der Nieren aus den Vertiefungen des Kreuzbeines (wie dies bei der auf Textfig. 1 dargestellten Gans geschehen ist), erkennt man die Lymphknoten als rechts und links von der Aorta (die man in diesem Abschnitt wohl auch der Säugeranatomie analog als Aorta abdominalis bezeichnet) gelegene meist blaugraue oder blaurötliche schmale Stränge, deren hinteres Ende bis zur Abzweigungsstelle der A. ischiadicae reicht und deren vorderes die Ursprungsstelle der A. iliacae noch etwas überragt. Der variierenden Entfernung der A. ischiadicae von den A. iliacae entsprechend, ist auch die Länge der Lumbalknoten eine verschiedene, im Mittel beträgt sie bei erwachsenen Gänsen 2,5 cm. Dem Volumen nach sind die Lumbalknoten am stärksten (½ cm breit) kurz hinter der Abzweigung der A. iliacae. Nach rückwärts zu verjüngen sie sich und sind hier häufig so schmal, daß sie von der Rundung der Aorta verdeckt werden. Die Begrenzung der Lymphknoten ist am besten ersichtlich aus Textfig. 2, die einen Querschnitt durch einen

3 Wochen alten Entenembryo in der Höhe des Hüftgelenkes darstellt: sie liegen in dem kleinen Dreieck, das durch die Kreuzbeinwirbel, die Aorta und die Niere gebildet wird. Die beiden Lumbalknoten stehen miteinander durch spärliche, meist zwischen Wirbelsäule und Aorta, seltener ventral von der Aorta zur anderen Seite verlaufende Gefäßanastomosen in Verbindung, weshalb sich auch bei Injektion einer Extremität der Lymphknoten der anderen Körperhälfte mitfüllt. Drüsensubstanzbrücken, wie Pensa angibt, habe ich niemals vorgefunden. Als Vasa afferentia eines Lumbalknotens hat man zu betrachten einmal das am kaudalen Pol des Lymphknotens eintretende Begleitgefäß der Aorta, sowie



Textfig. 2. Schematischer Querschnitt durch einen Entenembryo von 21 Tagen zwischen Art. iliac. und Art. ischiad. (Vergr. 20 mal.) *1* Nierenläppchen, *2* Hüftgelenk, *3* Ganglien, *4* Wirbelkörper, *5* Lumbalknoten, *6* Aorta.

das der A. ischiadica und A. iliaca, ferner einzelne kurze in nächster Nachbarschaft des Lymphknotens entspringende Gefäßchen. Als Vas efferens ist der aus dem kranialen Ende des Lymphknotens hervorgehende Ductus thoracicus aufzufassen, obwohl meines Erachtens der zentripetale Verlauf des Lymphstromes nicht so ohne weiteres bewiesen ist wie bei den Säugern, da wir ja bei den Vögeln auch im Becken durch die Lymphherzen eine Kommunikation zwischen Lymph- und Venensystem haben [vgl. hierüber Müller]. Die paarigen Duct. thoracici verlaufen zunächst der Aorta anliegend nach vorn, bilden an der Wurzel der A. coeliaca, wo sie ein starkes Gefäß vom Mesenterium aufnehmen, einen Plexus und führen nun gewöhnlich gabelig aus-

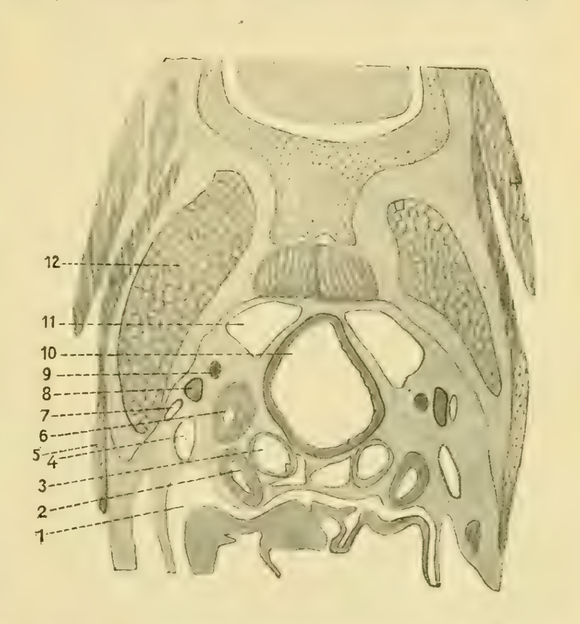
einander, indem sie zwischen Schlund und Lunge verlaufend zur vorderen Hohlvene ihrer Seite gehen. Dort münden sie mit einer oder mehreren Öffnungen entweder für sich oder nach Vereinigung mit dem Flügellymphgefäß oder dem Ausführgang der Zervikothorakalknoten.

d) Vordere Extremität: Die Lymphgefäße der Hand sammeln sich zu einem Gefäß, das der am hinteren Rande des Unterarmes verlaufenden Vena ulnaris dicht anliegend über die nicht von Muskulatur bedeckte mediale Fläche des Ellenbogengelenks und des Humerus schräg hinwegzieht, weiterhin die Vena brachialis begleitet und in der blutgefäßreichen Achselgegend reichlich Zuflüsse erhält. Zusammen mit der nunmehr als Vena axillaris weiterlaufenden Vene tritt es in dem Raum zwischen Clavicula und 1. Rippe in den Thorax und mündet nach kurzem geschlängeltem Verlauf fast regelmäßig selbständig in die vordere Hohlvene, wo sich dieselbe in Jugularis und Subclavia gabelt. Mitunter aber auch vereinigt sich sein Endverlauf auf eine Strecke von wenigen Millimetern erst noch mit dem Ausführgang des Brustlymphknotens, oder dem Duct. thorac. der betreffenden Seite. Lauth fand manchmal von diesem Gefäß gebildete im Brustraum liegende Lymphknötchen, ein Befund, den ich vereinzelt ebenfalls machte.

e) Halsregion und Brustlymphknoten: Vom Kopfe kommen 4—5 Lymphgefäße, welche in der Pharynxregion, wo die beiden Jugularen durch einen starken Querast miteinander verbunden sind, ebenfalls durch ein oder zwei transversale Gefäße anastomosieren. An dieser Stelle zeigen sich die Lymphwege häufig weiter als gewöhnlich, doch war auf mikroskopischen Schnitten nie eine lymphknotenähnliche Anlage festzustellen. Unterhalb dieses Punktes vereinigen sich die Gefäße zu zwei relativ weiten Stämmen, von denen jeder zu einer Jugularvene tritt, in deren Begleitung er am Halse abwärts verläuft. Sie folgen — wie das auch an allen anderen Lymphgefäßen zu beobachten war —, ziemlich geradlinig dem Verlauf der Venen, ohne um dieselben Geflechte zu bilden, und treten nach Durchbohrung der zwischen der Gabel der Clavicula ausgespannten fibrösen Haut in den Brustraum. Etwa in der Höhe der Schilddrüse erweitert sich allmählich jeder dieser Stämme und bildet einen länglichen, spindelförmigen Lymphknoten, der dem Endverlauf der Jugularis parallel liegt und aus deren unterem Ende das Halslymphgefäß als kurzer weiter Gang wieder heraustritt, um in der Regel

gemeinsam mit dem Duct. thoracic. sich in die vordere Hohlvene zu ergießen. Dieser vor dem Herzen gelegene Teil des Brustraumes ist ziemlich reich an Lymphgefäßen, deren Verlauf aber nicht konstant ist, was eine genaue Beschreibung unmöglich macht. Stets vorhanden ist ein vom Schlund entspringendes Gefäß, das in nahezu transversalem Verlauf das Halslymphgefäß vor dem Eintritt in den Lymphknoten erreicht. Gar nicht so selten — ca. bei jedem vierten Tier — sind in seinen Verlauf meist dem Schlunde aufliegende, etwa hanfkorngroße Lymphknötchen eingeschaltet. Konstant ist ferner noch das Lymphgefäß, welches die Vena vertebralis begleitet und in einem sehr spitzen Winkel entweder am kranialen Pol oder seitlich in den Lymphknoten einmündet. Dieses letztgenannte Gefäß hat offenbar den früheren Beobachtern zu Verwechslungen mit einem zweiten Begleitgefäß der Jugularis Anlaß geben. Alle behaupten nämlich, „daß die Jugularis von zwei Lymphgefäßen begleitet sei, welche meist in der Höhe der Thyreoidea sich in eins vereinigten, das dann in den Lymphknoten gehe. Manchmal erfolge die Vereinigung nicht, sondern der eine Stamm münde in das Kranialende, der andere weiter unten in die Lymphdrüse ein.“ Wahrscheinlich wurde bei dieser Beschreibung nur der untere Teil des Halses beachtet, wo die Gefäße schon sehr nah beieinander liegen. Ich habe nie durch Injektion ein zweites Begleitgefäß der Jugularis nachweisen können und auf den Querschnitten durch die Hälse der Embryonen ist gleichfalls nur ein Lymphgefäß neben jeder Jugularis zu sehen. Fleury benannte die am Brusteingang gelegenen Lymphknoten aus den auf p. 362 angegebenen Gründen „Cervicothorakalknoten“. Da auch Pensa die Benennung beibehielt und die an der Bildung dieser Lymphknoten beteiligten Gefäße in der Tat alle aus der Halsregion stammen, so soll auch in der vorliegenden Arbeit der gleiche Name gebraucht werden. Um die Cervicothorakalknoten aufzufinden ist es am besten, die beiden Trunci brachiocephalici, welche die Lymphknoten verdecken, zu entfernen und sich lediglich nach dem Verlauf des Nervus vagus und der Venen zu richten (s. Textfig. 1). Man gewahrt dann seitlich von dem stets am meisten median gelegenen Strang des Vagus die beiden vorderen Hohlvenen, die sich jederseits aus drei großen Venenstämmen zusammensetzen: aus der V. jugularis, der V. vertebralis und der V. subclavia. Diese drei Venen, von denen die der linken Seite stets beträchtlich schwächer sind, treffen fast in einem Punkte zusammen, und gleichfalls an dieser

Stelle münden auch die großen Lymphwege: der Duct. thoracic., das Vas efferens des Brustlymphknotens und das Lymphgefäß des Flügels, wie schon früher gesagt, entweder für sich, meist aber nach wechselseitiger Vereinigung zu einem oder zwei Stämmen. Der Lymphknoten selbst liegt stets nahe dem Nerven in dem spitzen Winkel, den V. vertebralis und Jugularis miteinander bilden, was besonders auf den Querschnitten durch die Embryonen deutlich zu sehen ist (s. Textfig. 3). Er wird durch die Jugularis, deren Endverlauf er meist direkt anliegt, mehr oder weniger verdeckt. Sein oberes Ende liegt in der Regel in der Höhe des unteren Poles der Schilddrüse, sein unteres in dem Mündungswinkel der oben genannten Venen. Da die Spitze der Lunge bis zum kranialen Pol der Thyreoidea nach vorn reicht, so kann man sagen, daß der Lymphknoten der Unterfläche der Lungen aufliegt. Seine Form ist langgestreckt, für gewöhnlich die einer regelmäßigen Spindel, doch zeigt er nicht selten auch knotige Ausbauchungen oder kann er an irgendeiner Stelle eine zirkuläre Einschnürung haben, so daß er aus zwei Partien zu bestehen scheint. Die Größe variiert sehr; die Länge beträgt bei Gänsen durchschnittlich 3 cm, die Breite 4—5 mm. Meist sind beide Lymphknoten annähernd gleich groß, doch kommt es auch vor, daß der eine besonders entwickelt ist, während der andere klein, oder gar nur durch eine Erweiterung des Lymphgefäßes angedeutet ist. Ihre Farbe ist in der Norm blaß fleischrot, gelb-



Textfig. 3. Schematischer Querschnitt durch einen Entenembryo von 21 Tagen in Höhe der 1. Rippe. (Vergr. 36 mal.) *1* Perikardialhöhle, *2* Art. brachiocephalica, *3* Bronchus, *4* Vena jugularis, *5* 1. Rippe, *6* Aorta descendens, *7* Vena vertebralis, *8* Lymphknoten, *9* Nervus vagus, *10* Ösophagus, *11* Brustluftsack, *12* Lunge.

rötlich, durchscheinend. Mitunter — dies ist besonders der Fall bei verendeten Tieren — kann der Lymphknoten infolge abnorm starken Blutgehaltes dunkelblaurot aussehen. Als Vasa afferentia der Cervicothorakalknoten kommen hauptsächlich in Betracht: das Begleitgefäß der Jugularis, das Begleitgefäß der V. vertebralis und ein von der kropfähnlichen Erweiterung des Schlundes kommendes Gefäß. Als Vas efferens haben wir einen mitunter zweiteiligen nur wenige Millimeter langen Gang, der seiner Richtung nach die direkte Fortsetzung des Halsgefäßes darstellt.

2. Entwicklungsgeschichte der Lymphknoten.

Von der Erkenntnis ausgehend, daß die zahlreichen Kontroversen, die über die Histologie der Lymphknoten bestehen, am ehesten durch entwicklungsgeschichtliche Studien zu klären seien, wurde bereits mehrmals die Lymphknotenentwicklung in Säugerembryonen zu verfolgen gesucht. Es sind hier vor allem zu nennen die Arbeiten von SERTOLI (33), CHIEVITZ (4), GULLAND[1]) und SAXER (32).

Es ist jedoch bisher nicht gelungen, eine lückenlose Reihe der Entwicklungsstadien zu geben und auch die Arbeit PENSAS (28), der die Anlage der Lymphknoten in Gänseembryonen verfolgte, ist unvollständig, da sein ältestes Stadium 18 Tage alt ist, also — wie wir später sehen werden — die Periode der Hauptdifferenzierung der Anlage gar nicht mehr beachtet wurde. Es mußte daher als aussichtsvoller Versuch gelten, die Entwicklung der Vogellymphdrüsen zu verfolgen, da dieses Objekt gegenüber den früher untersuchten (meist Embryonen vom Rind und Menschen) manche Vorteile bot: Sichere Altersbestimmung der Embryonen, genaue topographische Fixierung der Lymphknoten, Kleinheit des Objektes, welche Serienschnitte durch das ganze Tier ermöglichte, kurzes Embryonalleben und daher raschere Entwicklung der in Rede stehenden Organe. Außerdem war für das Verständnis der vom Bau der analogen Organe der Säuger abweichenden Lymph-

---

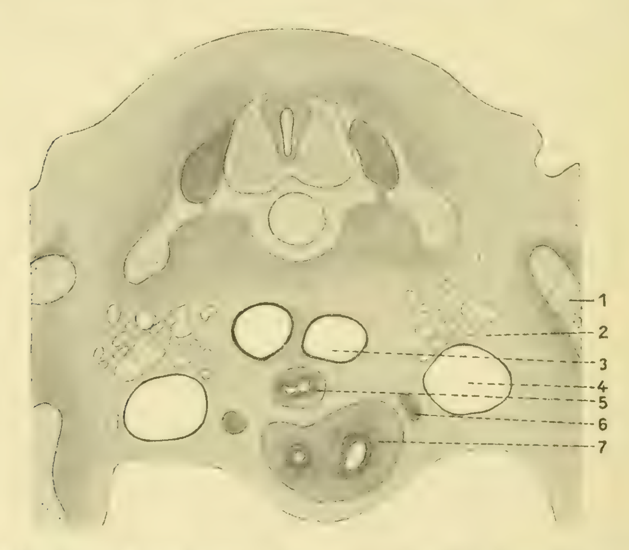
1) Anmerkung: Die Arbeit GULLANDS (11) war mir im Original nicht zugänglich, SAXER referiert jedoch hierüber sehr ausführlich; ORTHS „Untersuchungen über Lymphdrüsenentwicklung", Diss. Bonn 1879 sind, wie schon CHIEVITZ feststellte, voll von Irrtümern, so daß sie übergangen werden können.

knoten das Zurückgreifen auf die einfacheren embryonalen Verhältnisse eine große Erleichterung[1]).

I. Stadium 7 Tage 17 Stunden. Scheitelsteißlänge 24 mm. Da nach übereinstimmenden Angaben (Stöhr, Kölliker usw.) sich die Lymphknoten der Säuger erst in der zweiten Hälfte des Embryonallebens entwickeln, so war bei diesem jungen Stadium noch nichts von der Lymphknotenanlage zu erwarten; es wurde hauptsächlich zur Nachprüfung der Angaben Pensas gewählt, der ein ungefähr gleichalteriges sogar noch etwas jüngeres beschrieb, und schon „das Gebiet der Lymphdrüsenentwicklung durch die Anwesenheit kommunizierender Lymphräume charakterisiert fand“. Nachstehend eine kurze Schilderung der für uns wichtigen Regionen; Das arterielle Gefäßsystem zeigt noch beträchtliche Abweichungen, indem die Umwandlung der Aortenbogen in die definitiven Gefäße noch nicht vollständig erfolgt ist. Die Aorta thoracica (spätere Aorta descendens) hat noch zwei Wurzeln, die vom Schädel kommen und sich in der Höhe der ersten Rippe vereinigen, außerdem durch den noch vorhandenen letzten Aortenbogen eine Queranastomose erhalten. Das venöse Gefäßsystem stimmt schon mehr mit dem des erwachsenen Tieres überein. Die Jugularvenen sind als weite Gefäße jederseits zu verfolgen, die V. subclaviae sind beträchtlich, hingegen die vom hinteren Körperende kommenden V. cardinales fast völlig geschwunden und die Venen vereinigen sich fast in einem Punkte. Die Ductus Cuvieri sind als solche nicht mehr vorhanden, sondern bereits als vordere Hohlvenen zu bezeichnen, da sie durch Einbeziehung des früheren gemeinschaftlichen Venensinus in die Vorkammer bereits getrennt münden. Die Thymus ist als gleichmäßig dünner Strang aus runden Zellen entlang des ganzen Halses zu verfolgen. Sie beginnt der seitlichen Wand der Jugu-

1) Anmerkung: Zum Zwecke der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen wurden Entenembryonen verwendet, da man bei Beschaffung der Bruteier nicht so sehr an die Jahreszeit gebunden ist, wie bei den Gänsen. Die Eier, welche alle aus der gleichen Pekingzucht stammten, wurden im Sartoriusbrüter bebrütet. Nachdem die Schale zirkulär durch Klopfen eingeknickt worden war, wurden die Schalenhälften in einer Schüssel mit angewärmter physiologischer Kochsalzlösung unter Wasser auseinandergenommen, die Embryonen von Eihäuten und Dottersack freipräpariert und sogleich in Zenkersche Flüssigkeit gebracht. Nur bei den ältesten Embryonen wurde eintägiges Entkalken in 3 % salpetersaurem Alkohol nötig. Paraffineinbettung, Querschnittserien à 10 μ Eisenhämatoxylin-Eosinfärbung.

laris dicht anliegend am oberen Halsende, windet sich dann abwärts in leichter Spirale um diese herum zur medialen Wand, um in Höhe des oberen Endes der Schilddrüse aufzuhören. Die Schilddrüse liegt bereits an der definitiven Stelle, besteht aus soliden Sprossen und ihre Lappen sind ventral von der Luftröhre durch eine breite Substanzbrücke in Zusammenhang. Der Vagus, der dem dorsomedialen Teil der Jugularenwand nahe anliegend verläuft, bildet jederseits ein langgestrecktes, ungefähr das ganze mittlere Drittel des Halses einnehmendes Ganglion. Während nun das Mesenchym an den übrigen Partien des Halses als gleichmäßiges Gewebe die einzelnen Organe verbindet, ist es in dem



Textfig. 4. Schnitt durch einen 7 Tage 17 Stunden alten Entenembryo in Höhe der 1. Rippe. (Vergr. 36mal.) *1* 1. Rippe, *2* Lymphräume, *3* Aorta, *4* Vena jugularis, *5* Ösophagus, *6* Nervus vagus, *7* Teilungsstelle der Trachea in die zwei Hauptbronchien.

Raum zwischen Jugularis und Wirbelsäule von verschieden großen unregelmäßig geformten rundlichen Hohlräumen durchsetzt (siehe Textfig. 4), die ungefähr am unteren Ende des Vagusganglions vereinzelt auftreten, nach abwärts zu zahlreicher werden, und sich an der Stelle, wo die V. jugularis mit den anderen Venen zur V. cava anter. zusammentritt, wieder verlieren. Verfolgt man diese ganze Gefäßpartie der Halswurzel, so sieht man, daß die Lakunen einer Seite zwar untereinander allerorts Anastomosen eingehen, daß sie aber mit den Venen nirgends in Zusammenhang stehen außer an deren Vereinigungspunkte, wo sie teils in den Endverlauf der

Jugularis, größtenteils aber in die vordere Hohlvene münden. Die Lücken sind von einer zarten strukturlosen Wand begrenzt, und man hat sie zweifellos als Lymphspalten aufzufassen, die sich durch Sprossung aus dem venösen Gefäßsystem entwickelt haben. Wie die Blutgefäße, so enthalten auch sie Blutkörperchen in wechselnder Menge. Ihre Entstehung scheint also von der Stelle auszugehen, wo in den späteren Lebensperioden die Mündungsstelle der Lymphgefäße zu suchen ist.

An der der Lage der Lumbaldrüsen entsprechenden Stelle treffen wir analoge Verhältnisse. Die Aorta zeigt in diesem Teil das Verhalten des ausgebildeten Gefäßstammes, abgesehen von kleinen, durch das ungleiche Längenwachstum des Embryos bedingten Unterschieden. Die Nieren stellen bereits ansehnliche weit nach vorn reichende Konglomerate epithelialer gewundener Schläuche dar. Der ventralen Fläche der Wirbelkörper entlang gewahrt man im Mesenchym wiederum miteinander wechselvoll kommunizierende Hohlräume eingestreut, die wenig kranial vor der Abzweigung der Art. iliacae beginnen und nach rückwärts bis zu ihrer Mündung in die Beckenvenen zu verfolgen sind. Ihrem späteren Schicksal nach stellen sie ebenfalls Lymphgefäßsprossen dar, die wiederum von einer Stelle des venösen Gefäßsystems ihren Ausgang nahmen, wo Venen und Lymphgefäßsystem auch beim erwachsenen Tier in Beziehungen bleiben. Gegenüber den Lymphspalten der Halsregion zeigen sie den Unterschied, daß sie nicht so groß sind, und entlang ihres ganzen Verlaufes reichlich Blutkörperchen enthalten. Es ist bei diesem Embryo die Beckenregion überhaupt viel blutreicher als die vordere Körperpartie.

Wie wir bei Besprechung der nächsten Stadien noch genauer sehen werden, ist somit die Ansicht Pensas, die die beschriebenen Lücken bereits mit der Lymphknotenanlage in Beziehung bringt, nicht zutreffend. Es handelt sich hier erst um die Entstehung des Lymphgefäßsystems, und es wäre auch zu unwahrscheinlich, daß sich zu dieser Zeitperiode, wo das arterielle und venöse Gefäßsystem in der Entwicklung noch so weit zurück, und vom Lymphsystem noch nicht einmal die Duct. thoracici ausgebildet sind, schon die Lymphknoten anlegten.

II. Stadium 9 Tage 17 Stunden. Scheitelsteißlänge 41 mm. Arterielles Gefäßsystem in allen Teilen mit dem definitiven zu analogisieren, venöses ebenso; Thymus erstreckt sich als runder, schwach gelappter, von einer zarten Scheide umgebener Zellstrang

nur über die obere Hälfte des Halses, und ist von der Jugularis seitlich abgerückt. Die Lappen der Thyreoidea sind völlig voneinander getrennt und stellen eine ziemlich homogene Zellmasse dar. Das Längenwachstum des Halses hat bedeutend zugenommen und die Lunge, die auf dem vorigen Stadium noch nicht neben dem Herzen, sondern blos hinter demselben lag, hat sich hier schon weit nach vorn geschoben, wodurch die Lagebeziehungen der einzelnen Organe die größte Ähnlichkeit mit denen des fertigen Tieres gewinnen. Um nun die Verhältnisse des venösen Systems und des mit ihnen in engem Zusammenhang stehenden Lymphgefäßsystems beurteilen zu können, ist es am besten, von der Mündungsstelle aus den Verlauf derselben zu verfolgen. Man sieht dann, wie sich in den ursprünglich einheitlichen Hohlraum der Vena cava superior das Mesenchym in Form schmaler Scheidewände einschiebt und die Vene dadurch ziemlich in einer Höhe in mehrere Gefäße ganz ungleichen Volumens zerlegt wird. Die Wandstärke dieser Gefäße ergibt zwar bei starker Vergrößerung schon Verschiedenheiten, immerhin ist es aber noch nicht so ohne weiteres möglich Venen und Lymphgefäße lediglich an diesem Kennzeichen auseinander zu halten. Je weiter man die Schnittserie nach oben verfolgt, desto klarer werden die Verhältnisse und man kann aus ihrer topographischen Lage die V. subclavia, die V. jugular. und die V. vertebralis unzweifelhaft erkennen. Die seitlich abzweigende V. subclavia verschwindet bald, die Jugularis ist an ihrem gleichmäßig weiten gerundeten Lumen, das stets lateral vom Nerven liegt, kenntlich, und die Vertebralis verläuft stets am meisten dorsal und dem lateralen Rande der Lunge anliegend. Abgesehen von diesen deutlich charakterisierten Gefäßen gehen aus der vorderen Hohlvene auch noch einige andere hervor, welche natürlich nur als Lymphgefäße gedeutet werden können. Diese verschwinden entweder bald im umgebenden Mesenchym, eines begleitet die V. subclavia und ist als Flügellymphgefäß anzusprechen, und eines begleitet die Jugularis, deren Dorsalwand es dicht anliegt und der es an Volumen fast gleichkommt. Es ist entlang des ganzen Halses zu verfolgen und zeigt in seiner Wand nirgends Veränderungen, auch nicht an der Stelle, wo sich später die Lymphknoten entwickeln. Wir können also sagen, daß sich die auf dem vorigen Stadium als unregelmäßig eingestreute Lücken vorhandenen Lymphräume nunmehr zu individualisierten Lymphgefäßen gesammelt haben, die zwar noch unverhältnismäßig weit sind aber die Venen analog wie beim

erwachsenen Tier kontinuierlich begleiten. Ihr einziger Inhalt besteht wiederum bloß aus Blutkörperchen, die besonders in der Nähe der Mündung reichlich sind.

Die Lumbalportion zeigt diesen identische Vorgänge. Wir finden dort in dem Mesenchym an der Unterfläche der Wirbelsäule die Aorta begleitend ziemlich weite unregelmäßig geformte, transversal liegende Spalten, die wenig Blut enthalten. Sie sind besonders weit an der Abzweigungsstelle der Art. ischiadicae, mitunter durch Scheidewände abgeteilt, umgeben die zahlreichen Sympathicusganglien und die Basis der aus der Aorta abzweigenden Gefäße und stehen des öfteren zwischen Aorta und Wirbelsäule mit denen der Gegenseite in Zusammenhang. Nach vorn erreichen sie die Abzweigungsstelle der Art. mesenterica noch nicht, die Duct. thoracic. sind also noch nicht angelegt.

Saxer, der am Halse eines Rindsembryos von 2,5 cm Länge zum ersten Male „wohlausgeprägte röhrenförmige feine Lymphgefäße mit deutlicher Endothelauskleidung“ fand, beschreibt in deren Nähe „das Auftreten eigentümlicher kleinzelliger Herde im Bindegewebe“, die er für Analoga der späteren Zellenentwicklung in den Lymphdrüsenanlagen hält, und denen er große Bedeutung zumißt. Die Suche nach Zellhaufen, die diesen von Saxer beschriebenen analog wären, war bei den Entenembryonen vollkommen vergeblich. Hingegen findet man im Mesenchym Einzelzellen, die die größte Ähnlichkeit mit den späteren Lymphozyten haben und zweifellos als deren Urformen aufzufassen sind. Sie sind größer und runder als die Mesenchymzellen, und haben einen stets dunkleren Kern mit dichtem Chromatin. In einzelnen Zellen ist der Kern scharf kreisrund, in den meisten ist er unregelmäßig, nierenförmig. Auch der zarte Plasmaleib umgibt in sehr variabler Form den nur in ganz wenig Fällen zentral liegenden Kern und zeigt manchmal flache Ausbuchtungen und kurze Fortsätze. Saxer nennt derartige leukozytenähnliche Zellen der früheren Embryonalzeit „Primäre Wanderzellen“, eine Bezeichnung, die auch für die eben beschriebenen Zellen ohne weiteres zutreffend sein dürfte. Diese Wanderzellen sind keineswegs nur in der Nähe der späteren Lymphknotenlage zu finden, sondern überall im Mesenchym des Halses und der Extremitäten, wenn auch ihr Vorkommen an der unteren Partie des Halses und in der Nähe des Lymphgefäßes etwas reichlicher zu sein scheint. Sie liegen z. T. ganz unvermittelt zwischen den Mesenchymzellen, häufig jedoch trifft man sie in zartwandigen, als Lymphkapillaren zu bezeichnenden Ge-

websspalten, niemals noch im Lymphgefäß selbst und auch nicht im Blutgefäßsystem[1]).

Vereinzelt findet man auch eosinophile Zellen, Riesenzellen konnte ich nirgends entdecken. In der Lumbaldrüsenregion findet man ebensolche Zellen, doch bedeutend spärlicher, wie das ja aus der Spärlichkeit des Mesenchyms an dieser Stelle wohl erklärlich ist.

III. und IV. Stadium. Bei den nächsten Stadien, einem Entenembryo von 11 Tagen 17 Stunden und 47 mm Scheitelsteißlänge, und einem 13 Tage 17 Stunden alten von 58 mm Länge wurde gar nichts Bemerkenswertes aufgefunden. Bereits beim 11 tägigen Embryo sind die Duct. thoracic. angelegt. Im übrigen verhalten sich die Lymphwege bezüglich Verlauf und Mündung genau wie bei dem 9 tägigen Embryo. Sowohl in ihrem Lumen als auch in dem der Blutgefäße wurden als einziger Inhalt nur rote Blutkörperchen nachgewiesen. Von einer Anlage der Lymphknoten war noch keine Spur vorzufinden. Lymphozyten treten auf wie vorher, eine Zunahme ihrer Zahl war nicht festzustellen. Bei dem 13 tägigen Embryo sind sie in der Umgebung des Lymphgefäßes und der Jugularis etwas reichlicher vorhanden als anderswo, indes könnte dies ebensogut Zufall sein, denn irgendwelcher Zusammenhang zwischen ihnen und der späteren Lymphknotenanlage ist vorläufig noch nicht zu erkennen.

V. Stadium. 15 Tage 17 Stunden alt, 70 mm lang. Auf der folgenden Entwicklungsstufe, insbesondere bei einem 15 Tage 17 Stunden alten, weniger deutlich bei einem 16 Tage 1 Stunde alten und 65 mm langen Embryo setzen an der der Lymphknotenlage entsprechenden Stelle der Lymphgefäße die ersten bemerkenswerten Veränderungen ein. Am typischsten ist das der Fall an den Halslymphgefäßen, weshalb diese als Grundlage für die nachstehende Schilderung dienen sollen. Während das Lymphgefäß in den oberen Partien seines Verlaufes genau wie auf den früheren Stadien eine durch eine zarte Wand von den umgebenden lockeren Mesenchym abgegrenzte Höhlung darstellt, die in der Form und

[1]) Anmerkung: Auf die Frage der Abstammung dieser Zellen soll nicht weiter eingegangen werden. Um sich über die hierüber existierenden Theorien und auch über die später noch zu streifenden zahlreichen Streitfragen der Lymphdrüsenstruktur und Funktion zu informieren, ist die Arbeit Saxers sehr lesenswert, der aus der umfangreichen Literatur die Befunde der Autoren kurz zusammengefaßt und in ihren Abweichungen einander präzis gegenübergestellt wiedergibt.

Weite ihres Lumens sehr von den Organen seiner Nachbarschaft abhängt, gewinnt es in der kaudal von der Schilddrüse gelegenen Region anscheinend größere Selbständigkeit. Es erweitert sich hier allmählich, so daß es an Durchmesser der Jugulurvene gleichkommt, liegt mehr isoliert, lateral vom N. vagus, nahe der fibrösen Scheidewand, die die Halsorgane von der Lunge trennt,

Fig. 5. Fig. 6.



Textfig. 5 und 6. Querschnitte durch das Halslymphgefäß eines 15 Tage 17 Stunden alten Entenembryos. (Vergr. 160mal). Erste Anlage des Lymphknotens durch Verdichtung des Mesenchyms am Rande des Lymphgefäßes, welches durch sein Vorwuchern in das Lumen des Gefäßes auf Textfig. 6 zur Entstehung einer Querspange Anlaß gegeben hat.

und seine Wand ist nicht mehr homogen und scharf umschrieben wie früher, sondern weist an beliebiger Stelle diffuse dunkle Randzonen auf, die durch Anhäufung von Zellen entstanden sind (Textfig. 5). Überall, wo solche Zellansammlungen statthaben, macht sich auch die Tendenz des Vorwachsens in das Lumen

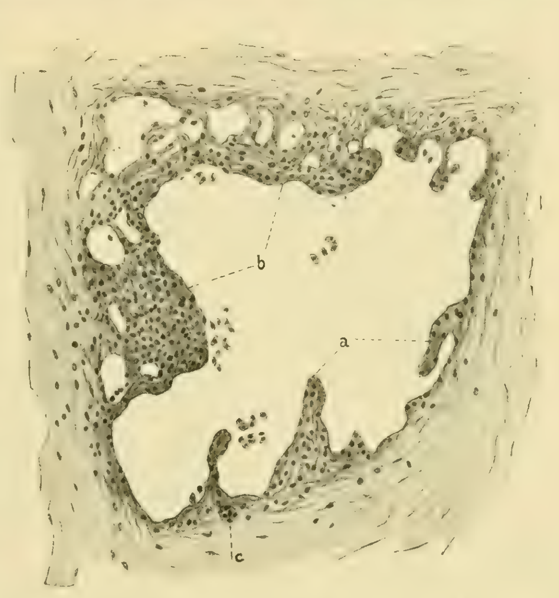
des Lymphraumes bemerkbar, weshalb diese dichten Partien stets als flache oder kegelförmige Erhebungen mehr oder weniger stark in den Hohlraum ragen, diesem eine gezackte, unregelmäßige Kontur verleihen und ganz vereinzelt sogar Querspangen bilden können (Textfig. 6). Trotz ihrer scheinbaren Kompaktheit lassen diese Zellkonglomerate doch zahlreiche Gewebslücken in sich wahrnehmen. Soweit das Lymphgefäß von solchen Veränderungen betroffen ist — bei dem in Rede stehenden Embryo ist dies jederseits auf eine Strecke von 0,5 mm hin der Fall — läßt sich keine deutliche Endothelauskleidung nachweisen, diese erscheint vielmehr an den Stellen, wo die Verdickungen liegen, unterbrochen, so daß hier der Hohlraum direkt an das Mesenchym grenzt.

Da wir die Anfänge der Lymphknotenbildung in den eben geschilderten Zellwucherungen sehen müssen, so ist es sehr wesentlich zu wissen, aus welchen Gewebselementen diese ihren Ursprung nehmen: ob vom Mesenchym oder von der bereits ausgebildeten Wand des Lymphgefäßes, dem Endothel. Es ist ersteres der Fall. Betrachtet man z. B. die Textfig. 5 und 6 und Taf. XVI, Fig. 1, welche beide von diesem Entwicklungsstadium stammen, so gewinnt man sogleich den Eindruck, als seien die dunklen Zonen aus mesenchymatischem Gewebe entstanden, welches sich hier dem Lymphweg dichter angelagert hat. Vor allem spricht dafür der Umstand, daß diese dichteren Gewebspartien nicht scharf abgegrenzt sind, sondern gegen das lockere Mesenchym einen allmählichen, unscharfen Übergang zeigen, und genau wie dieses von Lücken und Spalten durchsetzt sind. Auch lassen sich in ihnen rücksichtlich der Form der Zellen und vor allem der Zellkerne keinerlei Unterschiede gegenüber den Mesenchymzellen finden (Taf. XVI, Fig. 1).

Das Lymphgefäß selbst geht unterhalb des Bereiches der Lymphknotenanlage als einfache, stellenweise mit Klappen versehene Röhre weiter, die an der gewöhnlichen Stelle, nämlich dem Mündungswinkel zwischen V. jugularis und V. vertebralis, sich vermittels einer mit klappenförmigen Vorragungen versehenen Öffnung in die vordere Hohlvene ergießt.

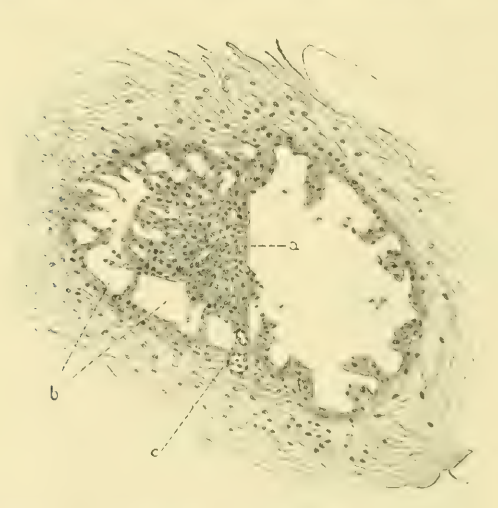
Auffallend ist auf diesem Stadium die Vermehrung der Lymphozyten, die entweder aktiv oder auf dem Wege von Gewebsspalten in die Nähe der Lymphknotenanlage gekommen sind, wo sie dem Hohlraum oft dicht anliegen. Im Lumen der Lymph- oder Blutgefäße waren sie jedoch nicht aufzufinden.

VI. Stadium. 18 Tage, 17 Stunden. 90 mm Länge. Die Entwicklung des Lymphknotens hat in der Zwischenzeit beträchtliche Fortschritte gemacht. Die Anlage dehnt sich jetzt an den Brustlymphknoten auf eine Strecke von 1,36 bzw. 1,10 mm aus, beginnt wiederum in Höhe des kaudalen Poles der Thyreoidea, und erstreckt sich weiter nach abwärts als auf dem vorigen Stadium, so daß diesmal nur eine kurze Strecke des Lymphgefäßes vor der Einmündung unverändert bleibt. Da sich in diesem Alter die Luftsäcke am Halse weit vorgeschoben haben und stark ausgedehnt sind, so grenzt der Lymphknoten von jetzt ab seitlich nahe an diese Hohlräume. Am Anfang und am Ende der Lymphknotenanlage treffen wir die Verhältnisse noch ähnlich wie auf dem vorigen Stadium, doch deutlicher ausgeprägt, so daß die Betrachtung eines Querschnittes durch diese Stellen für das Verständnis der Entwicklung am dienlichsten ist. Man sieht dann, wie die durch Zellanhäufungen verdichteten Partien der Gefäßwand in Form von Zapfen und Kolben in das Lumen vorwachsen (Textfig. 7 und Taf. XVI, Fig. 2). Diese Vorbuchtungen pflegen sich vielfach flach über die Oberfläche, dieser parallel, wegzuschieben und mit den freien Enden benachbarter Vorsprünge zu vereinigen, so daß zunächst ein durch kurze dicke Spangen mit der Wand des Lymphgefäßes in Verbindung stehender breiter Zellkomplex entsteht (Textfig. 7). Dieser Komplex schiebt sich nun gegen das Zentrum des Hohlraumes vor, wodurch die ursprünglich starken Verbindungsbrücken



Textfig. 7. Querschnitt durch den Brustlymphknoten eines 18 Tage 17 Stunden alten Entenembryos. (Vergr. 160 mal.) *a* Mesenchymwucherungen, *b* randständige Zellhaufen, durch gegenseitige Vereinigung von Mesenchymvorsprüngen entstanden, *c* Blutgefäßquerschnitt.

förmlich gedehnt werden, denn sie werden, je mehr der Zellhaufen gegen die Mitte zuwandert, immer feiner und zeigen Unterbrechungen, gleichsam als wären sie abgerissen, wie das auf Textfig. 8 fast ringsherum zu sehen ist. Da dieser Prozeß sich auch an zahlreichen anderen Stellen der Gefäßwand abspielt — die ganzen Veränderungen dieses Stadiums sind eigentlich nur vielmalige Wiederholungen dieser Phase —, so kommt es, daß ein solcher zentraler Zellhaufen sich mit ebensolchen von anderen Stellen aus entstandenen vereinigt, und wir im mittleren Abschnitt der Lymphknotenanlage einen zentralen Kern von Mesenchymzellen haben, der durch zahlreiche schmale und verästelte Gewebsbrücken mit der Wandung des Lymphgefäßes in Zusammenhang gehalten und frei aufgehängt wird. Bemerkenswert für die weitere Umwandlung ist, daß dieser zentrale Kern trotz seiner Dichte nicht homogen ist, sondern viele kleine Spalten und Hohlräume aufweist. Die Blutgefäßversorgung dieser ganzen Anlage ist ziemlich reichlich, man trifft häufig entweder noch am Rande des Komplexes oder auch schon im Balkenwerk liegende Gefäßquerschnitte. Die Lymphozyten liegen in beträchtlicher Anzahl in den Gewebsspalten, am Rande der Anlage des Lymphknotens aber auch im zentralen Kern findet man sie. Sie zeigen überwiegend ruhende Form, d. h. einen kreisrunden Kern, der gleichmäßig von einem schmalen Plasmaleib umgeben ist. Sie finden sich auch schon ganz vereinzelt im Hohlraum des Lymphgefäßes, dessen Inhalt im übrigen aus Blutkörperchen und Plasmazellen besteht. Man trifft auch viele nackte Lymphkerne, die den verdickten Partien der Gefäßwand so dicht anliegen (Taf. XVI, Fig. 2), daß es zweifellos er-



Textfig. 8. Querschnitt durch den Brustlymphknoten eines 18 Tage 17 Stunden alten Entenembryos. (Vergr. 160mal.) *a* nach der Mitte gerückter Zellkomplex, *b* dadurch entstandene, durch dünne Gewebszüge geschiedene sekundäre Lymphräume, *c* Blutgefäßquerschnitte.

scheint, daß sie direkt aus dem Mesenchym in das Lumen eingetreten sind.

Die Vorgänge an den Lumbalknoten verdienen kaum besondere Erwähnung, da sie den oben geschilderten völlig entsprechen. Ihr Anblick ergibt deshalb eine geringe Eigenart, weil die Anlage der Lumbalknoten nicht kreisrunde Form hat, wie die der Zerviokothorakalknoten, sondern die eines spitzen, transversal liegenden Dreiecks, und das Hereinwachsen der Trabekel ins Lumen nicht so gleichmäßig von allen Seiten, sondern vorherrschend in transversaler Richtung erfolgt. Es ist daher auch der zentrale Kern nicht so deutlich ausgeprägt, wie bei den Zerviokothorakal knoten (Textfig. 9.)

Es mag von Interesse sein, an dieser Stelle die Befunde zu erwähnen, die bereits früher über die erste Anlage der Lymph-



Textfig. 9. Querschnitt durch den Lumbalknoten eines 18 Tage 17 Stunden alten Entenembryos. (Vergr. 160mal). *a* Wirbelknochen, *b* Aortenwand.

knoten gemacht wurden. Sertoli benutzte zu seinen Studien die Mesenterialdrüsen des Rindes, Chievitz die Inguinaldrüsen des menschlichen Fötus und die fötalen Mesenterialdrüsen des Schweines. Saxer untersuchte vorwiegend Rind- und Schafsembryonen. So verschiedenartig die Untersuchungsobjekte waren, so ergeben doch die Beschreibungen und die Abbildungen sowohl untereinander als auch mit obigen Darstellungen von der Lymphknotenanlage der Ente eine bemerkenswerte Übereinstimmung.

Sertoli fand die ersten Spuren der sich bildenden Mesenterialdrüsen bei einem 4 Zoll langen Rindsembryo, und beschreibt die hier stattfindende Modifikation so, „daß sich in der nächsten

Umgebung der (sich vorher als einfache Spalten darbietenden) Lymphräume die Anzahl der Kerne so sehr vermehrt, daß dieser Teil des Mesenterialdurchschnittes viel dunkler erscheint als die anderen Regionen. Mit der Vervielfältigung der Kerne ändert sich zugleich die Form der Räume an der Stelle, wo die Drüse sich bilden soll. Sie erscheinen nicht mehr als lange Räume, sondern unregelmäßig gewunden, einander sehr viel genähert." Man muß bei dieser Schilderung und bei Betrachtung der Abbildung SERTOLIS beachten, daß SERTOLI eine Stelle wählte, wo sich nicht ein einzelner Lymphknoten entwickelt, sondern eine ganze Lymphknotenkette und daß eine Abbildung bei sehr schwacher Vergrößerung gezeichnet ist. Nimmt man aus der Zeichnung einen einzelnen Lymphraum mit seiner Umgebung heraus, so hat man große Ähnlichkeit mit Textfig. 5: Das Lymphgefäß mit den Kernanhäufungen am Rande, die durch ihr Vordringen gegen das Lumen diesem den „gewundenen" Verlauf geben.

CHIEVITZ hat Stadien gewählt, die schon etwas älter sind, die allererste Anlage beschreibt er nicht. Seine Untersuchungsmethoden und seine Zeichnungen sind leider nicht der Feinheit des Objektes entsprechend, immerhin lassen Text und Figuren, die er von den Inguinaldrüsen eines ca. 11 und eines ca. 13 Wochen alten menschlichen Embryos gibt, eine außerordentliche Ähnlichkeit mit meinen Befunden erkennen. Besonders gilt dies für den 13wöchigen Embryo, von dem CHIEVITZ sagt: „Jede Drüsenanlage war ringsum von einem weiten Spalt umgeben. Der an diesen Spalt zunächst grenzende Teil des umliegenden Gewebes zeigte sich etwas verdichtet und reichlicher mit Kernen versehen, wodurch eine Andeutung von einer Kapsel entstand. Von dieser gingen an vielen Stellen dickere, ebenfalls kernreiche Bindegewebsstränge durch den Ringspalt in die Drüse über. Dagegen fand sich von einem Sinusreticulum nichts. An einigen Stellen habe ich einen breiteren Zusammenhang zwischen Drüse und umgebendem Gewebe gesehen." — Seine Abbildung dieses Stadiums läßt sich unschwer mit Textfig. 8 analogisieren. Was CHIEVITZ als eigentliche „Drüse" bezeichnet, ist der zentrale Kern von Mesenchymzellen, und der Ringspalt ist das Lumen des Lymphgefäßes, das von den vom Rand zum zentralen Zellhaufen gehenden Gewebsbrücken durchzogen ist.

Am ausgesprochensten geht die Übereinstimmung in der Lymphknotenanlage der Vögel mit der der Säuger aus der Arbeit SAXERS hervor. Er fand, daß die erste Anlage „von einem

Plexus von Lymphgefäßen aus erfolgt, die reichlich im Bereich des Plexus miteinander anastomosieren und größere Räume bilden. Das Bindegewebe zwischen den Lymphgefäßen ist deutlich dichter als in der Umgebung und enthält reichlich Kapillarsprossen. Es bildet eine Art Balkenwerk zwischen den meist parallel zueinander angeordneten Räumen, dessen Mächtigkeit im Verhältnis zur Weite der Lymphbahnen ziemlichen Schwankungen unterworfen ist".

Vergleicht man zu diesem Text seine Abbildung, so gelangt man zu der Ansicht, daß es sich eigentlich wiederum nur um eine mit anderen Worten gegebene Beschreibung des Stadiums VI handelt, und der Unterschied bloß darin besteht, daß Saxer, der die erste Phase der Entwicklung — das Hineinwachsen des Mesenchyms ins Lumen des ursprünglichen Gefäßes — nicht zu sehen bekam, die auf diese Weise entstandenen „reichlich miteinander anastomosierenden" sekundären Räume als einen Lymphgefäßplexus anspricht. Als nächstes Stadium beschreibt Saxer die Anlage eines $13^1/_2$ cm langen Rindembryos, und zwar folgendermaßen: „Die Hauptmasse der Anlage wird von einem ziemlich kompakten, rundlichen, aber mit zahlreichen, den Plexus durchsetzenden Ausläufern versehenen Kern gebildet, der allseitig von weiten, nur durch Septen voneinander geschiedenen Lymphräumen umgeben wird." Die Abbildung dieser Anlage deckt sich wieder ganz genau mit meiner Textfig. 8. Chievitz sowohl als Saxer betonen das frühzeitige Auftreten von Blutgefäßen in der Lymphknotenanlage.

Pensa, der die Entwicklung der Vogellymphknoten ebenfalls verfolgte, wenn auch nur in groben Zügen, gibt lediglich an, daß in der Zeit vom 10. bis zum 15. Tag — also bedeutend eher als ich es fand — „die Gefäßwände und das umgebende Mesenchym es sind, die größtenteils aktiv an der Bildung der Drüse sich beteiligen, indem die Querbalken, die von den Gefäßwänden abzweigen und in den Hohlraum eindringen, an Zahl und Beträchtlichkeit zunehmen. Am 18. Tag stellt sich die Drüse bereits als kleine Formation von schwammigem Charakter dar durch das Vorhandensein von Trabekeln und Querzügen (trabecole e tramezze), die die Hohlräume begrenzen".

Stadium VII. 21 Tage 24 Stunden alt, 90 mm lang. Dieses Stadium (Textfig. 10) bietet gegenüber dem vorigen wenig Bemerkenswertes. Die Neuerungen beschränken sich darauf, daß die Einbeziehung des umgebenden Mesenchyms nicht mehr so stark ist wie früher, demgemäß die Verdichtungszone am Rande

der Anlage sehr schmal ist, und ein schärferes Abgesetztsein des Komplexes gegenüber dem umliegenden Mesenchym dadurch bedingt ist. Ferner ist der zentrale Kern fast völlig verschwunden, indem er sich durch Aufspaltung und Vergrößerung der schon vorher in ihm vorhandenen Lükken ebenfalls in Gerüstwerk auflöste. Es stellt somit der Lymphknoten auf dieser Stufe ein maschiges Gebilde dar, das nach allen Seiten von Balkenwerk durchzogen ist, und in dem die Hohlräume gegenüber dem sich mehr und mehr entwickelnden Gerüstwerk zurücktreten. Durch die derben vielgewundenen Balkenzüge und die Reduzierung der Lücken macht die Anlage einen massigen Eindruck. Auch hat sie der Breitenausdehnung nach erheblich zugenommen und zeigt ziemlich unregelmäßige Form. An Längenausdehnung kommt



Textfig. 10. Querschnitt durch den Brustlymphknoten eines 21 Tage 24 Stunden alten Entenembryos. (Vergr. ca. 175 mal).

sie dem vorigen Stadium ungefähr gleich, sie beträgt bei dem rechten Cervicothorakalknoten 0,98, bei dem linken 1,36 mm. Blutgefäßquerschnitte sind wieder in allen Teilen der Anlage zu finden. Unverkennbar ist ferner die zunehmende bindegewebige Faserung des Gerüstwerkes, die besonders an den dünneren Bälkchen in die Erscheinung tritt und die damit zusammenhängende, wenn auch noch nicht allenthalben deutliche Modifikation der ursprünglich ovalen Mesenchymkerne, die vielfach spitzere Form annehmen und vereinzelt vollkommen Bindegewebskernen gleichen.

Lymphozyten sind in der Umgebung der Anlage nach wie vor ziemlich reichlich zu finden, am zahlreichsten sind sie in den verdickten Randzonen, auch in den Bälkchen liegen mitunter nackte, runde Kerne. Vielfach gewahrt man Lymphozyten nun auch in den Hohlräumen. Ein Endothel ist im Bereich der Lymphknotenanlage nicht vorhanden, die Bälkchen sind ohne Begrenzung gegen das Lumen.

Die Mündungsverhältnisse sind die bereits bekannten. Der Lymphknoten mündet durch einen nur mehr ganz kurzen und weiten Gang — also fast unmittelbar — an der Vereinigungsstelle der drei Venen in eine geräumige mit Klappen versehene Ausbuchtung der vorderen Hohlvene.

Die Vorgänge an dem zweiten Lymphknotenpaar unterscheiden sich in nichts von den oben geschilderten.

Ein Analogon zu diesem Stadium finde ich bei den oben zitierten Autoren nirgends beschrieben.

Stadium VIII. 23 Tage 1 Stunde alt, 105 mm lang (Textfig. 11). Das Längen- und Breitenwachstum der Anlage dürfte hier die relativ größte Ausdehnung erreicht haben. Die Länge beträgt 1,53 bzw. 1,30 mm. Eine ausgesprochene Demarkationslinie um den embryonalen Lymphknoten ist noch immer nicht vorhanden, trotzdem das Mesenchym um die Anlage an einzelnen Stellen tangentiale Faserung angenommen hat, und man aus dem Verschwinden der Verdichtungszone annehmen kann, daß nunmehr die Vergrößerung der Anlage nicht mehr durch Einbeziehung des Mesenchyms der Umgebung geschieht, sondern durch Vermehrung und Wachstum der eigenen Elemente. Das Gerüstwerk erreicht auf diesem Stadium durch zunehmende Verzweigung sein Maximum an Entwicklung und auch an Feinheit. Während früher aber die Balken regellos das Lumen durchzogen und so Hohlräume der verschiedensten Form und Größe entstanden, so zeigt sich jetzt eine auffallende Erscheinung, die auch

auf allen späteren Stadien zu beobachten ist: es kommt nämlich zur Ausbildung eines Hautlymphweges. Dieser Lymphraum stellt eine die ganze Längsachse der Anlage durchlaufende direkte Fortsetzung des Halslymphgefäßes vor, dessen Lumen einfach von Trabekeln freibleibt. Er hat ganz beträchtliche Dimensionen und verläuft in der Hauptsache ungefähr zentral, mitunter liegt er auch dem Rande der Anlage an. Er hat fast überall ovalen Querschnitt, seine Begrenzungslinie ist jedoch häufig unterbrochen, da er allenthalben mit den Lymphräumen der übrigen Lymphknotenpartie Kommunikationen besitzt. Die Umwandlung des Mesenchyms in Bindegewebe hat weitere Fortschritte gemacht, die spitzen Bindegewebskerne kommen an Zahl den noch ovalen



Textfig. 11. Querschnitt durch den Brustlymphknoten eines 23 Tage 1 Stunde alten Entenembryos. (Vergr. ca. 175 mal.) *a* Hauptlymphraum, *b* Nebenlymphraum mit Lymphocyten als Inhalt.

Mesenchymkernen fast gleich. Am deutlichsten ist die bindegewebige Streifung in der Umgebung des Hauptlymphraumes. Lymphozyten finden sich in einer gegenüber dem vorigen Stadium ganz beträchtlichen Menge, ihre Verteilung über die Anlage ist eine ziemlich gleichmäßige. Doch trifft man auf einzelnen Schnitten dunklere Stellen, die stets in der Nähe des Hauptlymphraumes liegen, wo das Grundgewebe des Lymphknotens nicht so vollständig aufgelöst ist, und die sich bei stärkerer Vergrößerung als lichte Anhäufungen von Lymphzellen darstellen. Die Rundzellen liegen stets in kleinen Gewebsspalten, so daß man den Eindruck bekommt, als hätten diese Zellen die Fasern der bindegewebigen Grundsubstanz auseinander gedrängt. Sie bieten gegenüber den frei in den größeren Lymphräumen gelegenen Lymphozyten lediglich den Unterschied, daß ihr Plasmaleib nicht so groß ist wie bei diesen, sondern den Kern nur in Form eines schmalen Saumes umgibt.

Der anffallendste Vorgang auf dieser Entwicklungsstufe bleibt also das erwähnte Auftreten des Hauptlymphraumes. Pfnsa bemerkt in seiner Arbeit hierüber nichts, auf der Abbildung eines ungefähr gleichalterigen Stadiums jedoch hat er ihn eingezeichnet. Da Pensa die Entwicklung der Lymphknoten der Gans nur bis zu dieser Altersstufe verfolgte, so hat er der Ausbildung dieses Lymphweges, obwohl er sie bemerkt hat, nicht die Bedeutung beigelegt, die ihr zweifellos zukommt. Auf ihr scheint nämlich, wenn man die entsprechende Entwicklungsstufe der Säugerlymphknoten in Vergleich zieht, der prinzipielle Unterschied in der Struktur der Vogel- und Säugerlymphknoten zu beruhen. Während bei den Vögeln ein mehr oder weniger zentral gelegener Teil der Anlage für den Lymphstrom von Balkenwerk freibleibt, geschieht bei den Säugern nach vollkommen übereinstimmender Angabe der oben zitierten Autoren dasselbe an der Peripherie, indem sich unter der Kapsel ein zirkulärer Hohlraum ausbildet, der als „Randsinus“ bezeichnet wird. Saxer sagt hierüber: „Die äußere Sinus ist meist ganz frei von Lymphzellen, so daß er bereits bei schwächster Vergrößerung als heller, die Drüsensubstanz umgebender Ring zu erkennen ist.“ Sehr anschaulich ist auch die Schilderung von Sertoli, die jedoch ihrer Ausführlichkeit wegen hier nicht zitiert werden soll.

An den Lumbaldrüsen ist ebenfalls ein deutlicher Hauptlymphraum ausgebildet, der aber nicht so zentral liegt, sondern meist in einem Winkel der dreieckigen Anlage, und dessen Rand fast stets von der äußeren Begrenzung des Lymphknotens ge-

bildet wird. Lokalisierte Lymphozytenanhäufungen sind nicht zu finden.

Stadium VIII. 24 Tage 17 Stunden alt, 115 mm lang. Bei diesem Tier, trotzdem es über $1^1/_2$ Tage älter ist als das vorige, sind keine wesentlichen Fortschritte in der Lymphknotenentwicklung zu bemerken, wie überhaupt diese von jetzt ab sehr ungleich und sprungweise weitergeht. Der Lymphknoten stellt jederseits einen seitlich stark zusammengedrückten schmalen Komplex dar, der nur je 1 mm Länge besitzt. Die Begrenzung der Anlage hebt sich scharf von der hellen Umgebung ab, trotzdem aber gelingt es bei genauer Betrachtung nicht, eine wirkliche Scheidung beider Gewebsarten durch eine Kapsel aufzufinden, sondern das Lymphknotengewebe geht unmittelbar in das benachbarte Mesenchymgewebe über. Das Innere zeigt die gleiche Struktur wie vorher, es stellt ein enges Maschenwerk aus feinen bindegewebigen Bälkchen dar, das wieder von dem großen Hauptlymphraum durchzogen ist, der sich in seiner Form im wesentlichen wieder nach der äußeren Kontur der Anlage richtet. Die Lumbaldrüsen stehen mit denen des vorigen Stadiums auf einer Stufe.

Stadium IX. Entenembryo, 27 volle Tage alt, zum Ausschlüpfen fertig. Bezüglich ihrer Form, Lage, Gerüstwerk und Verhalten des Hauptlymphraumes bietet die Lymphknotenanlage überall das bekannte Bild, so daß eine abermalige Beschreibung überflüssig ist. Lymphozyten sind in den Lymphräumen überall vorhanden, auffallend hat jedoch die Infiltration des Grundgewebes mit Rundzellen zugenommen. Sie ist nicht diffus, sondern an den Stellen lokalisiert, wo sie bereits auf dem 23tägigen Stadium angedeutet war, nämlich in der Umgebung des Hauptlymphraumes. Die Rundzellen lassen alle nur mehr eine schmale Plasmazone um den Kern erkennen. Durch die zwischengelagerten Lymphozyten sind die Fasern des Grundgewebes auseinander gedrängt, gelockert worden, so daß es zahllose helle Lücken durchschimmern läßt. Wie aus Taf. XVII, Fig. 4 ersichtlich ist, kann man diese infiltrierten Zellhaufen sehr wohl als die Anlage der Lymphfollikel bezeichnen. Durch das Auseinanderdrängen der Grundgewebsfasern entsteht das Retikulum der Follikel. — Es vollzieht sich somit die Follikelanlage genau so wie sie für die Lymphknoten der Säuger beschrieben ist. Unter Beiseitelassung der Frage, ob die Zellen in loco entstanden sind, und sich hier vermehrten oder mit der Blutbahn eingeschwemmt wurden, wie das Gulland be-

hauptet, sei hier nur nachstehend die Beschreibung SAXERS wiederholt, weil sie geeignet erscheint, die Ansicht von der Analogie des Hauptlymphweges mit dem Randsinus der Säugerlymphknoten zu stützen. SAXER sagt: „. . . Man sieht in der helleren Masse (Grundsubstanz) dunkelblaue Flecken auftreten, die jetzt fast ausnahmslos aus Zellen. bestehen, die sich durch nichts von den Lymphozyten des erwachsenen adenoiden Gewebes unterscheiden. Dadurch, daß sie gegen den äußeren Sinus vordringen, die bisher eckigen Übergänge zu den Septen halbkugelig vorwölben, entsteht bereits jetzt das Bild des Lymphfollikels.“ Wie also die Lymphfollikel der Vögel ihren bestimmten Entstehungort haben in der Nähe des Hauptlymphganges, so haben die der Säuger den ihrigen in der Nähe des Randsinus, wo sie die sogen. „Rindensubstanz“ bilden. Aus diesem Verhalten der Follikel geht wohl die übereinstimmende Bedeutung der beiden Lymphräume hervor.



Textfig. 12. Querschnitt durch den Brustlymphknoten eines 5 tägigen Entchens. (Vergr. 175 mal.) *a* Hauptlymphraum, *b* unterbrochene Stelle der Lymphknotenbegrenzung.

Stadium X. Ente, 5 Tage alt. Die Lymphknoten dieses Tieres sind

in mancher Beziehung noch gegen die des vorigen zurück, und das Bild ihres mikroskopischen Querschnittes ähnelt noch sehr dem des 24 tägigen Embryos. Da es aber die Architektur des jungen Lymphknotens sehr typisch erkennen läßt, so ist es in Textfig. 12 wiedergegeben: es zeigt wieder die Form eines abgeplatteten Ovals — also die, welche auch späterhin beibehalten wird —, ist nach allen Richtungen von Bälkchen durchzogen, die sich zu einem mehr oder weniger engen Maschenwerk verflechteten, und — hier genau zentral — den Hauptlymphraum freilassen. Die Form des letzteren entspricht wieder der Kontur des Lymphknotens, sein Zusammenhang mit den umgebenden Lymphräumen ist auf dem gezeichneten Schnitt gleichfalls zu sehen. Das Bild zeigt ferner, wie durch Zufälligkeiten auch an anderen Stellen der Anlage größere freie Räume entstehen können, die aber sich nie so charakteristisch verhalten wie der Hauptlymphraum. Die Umgrenzung des Hauptlymphraumes zeigt wieder die Anfänge der Rundzelleninfiltration, wie sie die Follikelbildung einleitet. Das Gerüstwerk ist nahezu rein bindegewebiger Natur und färbt sich ebenso wie die Begrenzungszone nach van Gieson rot. Daß eine Kapsel nicht vorhanden ist, tritt hier besonders einwandfrei hervor. Man findet nämlich bei diesem Lymphknoten sehr häufig Stellen, wo die Randzone der Lymphknotensubstanz sich nicht geschlossen hat (z. B. Textfig. 12 bei *b*), jedenfalls weil die Entwicklung nicht gleichmäßig rings um das Lymphgefäß erfolgt war, und an diesen Punkten fehlt dann überhaupt jede Begrenzung des lymphoiden Gewebes. Nicht eine einzige Faser trennt hier die Lymphknotenanlage von der Umgebung. Der Hauptlymphraum zeigt deutliche Endothelauskleidung, welche zweifellos die Fortsetzung der des Lymphgefäßes darstellt. An den Bälkchen ist ein Endothel nicht nachzuweisen, allerdings erschwert der Umstand, daß man von den dünnen Bälkchen überwiegend Schrägschnitte bekommt, eine sichere Bestimmung. — Die Lumbalknoten zeigen wieder völlige Übereinstimmung mit den Cervicothorakalknoten.

Stadium XI. 16 Tage alte Ente. Wie aus Textfig. 13 ohne weiteres hervorgeht, entspricht die Gewebsanordnung im Lymphknoten genau dem, wie es nach dem früher Gesagten zu erwarten war. Die Weiterentwicklung hat im wesentlichen nur die Lymphfollikel betroffen, indem die Kernanhäufung in der Umgebung des hier exzentrisch liegenden Hauptlymphraumes eine beträchtliche Ausdehnung erfahren hat. Sie ist nicht einheitlich

zusammenhängend, sondern zerfällt in mehrere Lymphozytenkonglomerate, die infolge der starken Tingierbarkeit der Kerne als dunkelblaue, unregelmäßig geformte, durch Ausläufer zusammenhängende Massen stark mit der zellarmen, von Lymphräumen durchsetzten Umgebung kontrastieren. An den Stellen des größten Durchmessers der Follikel ist ihre Tendenz des Sichvorwölbens gegen den Hohlraum unverkennbar. Vom faserigen Grundeewebe ist in den Follikeln infolge der dichtliegenden Kerne kaum mehr etwas zu sehen. Die Follikelkerne zeigen, wie hervor gehoben sei, einheitliche Form, Unterschiede bezüglich der Größe und des färberischen Verhaltens lassen sich nicht feststellen. Sie besitzen im Gegensatz zu den frei in den Lymphwegen liegenden Lymphozyten nunmehr keinen Plasmaleib mehr, sondern



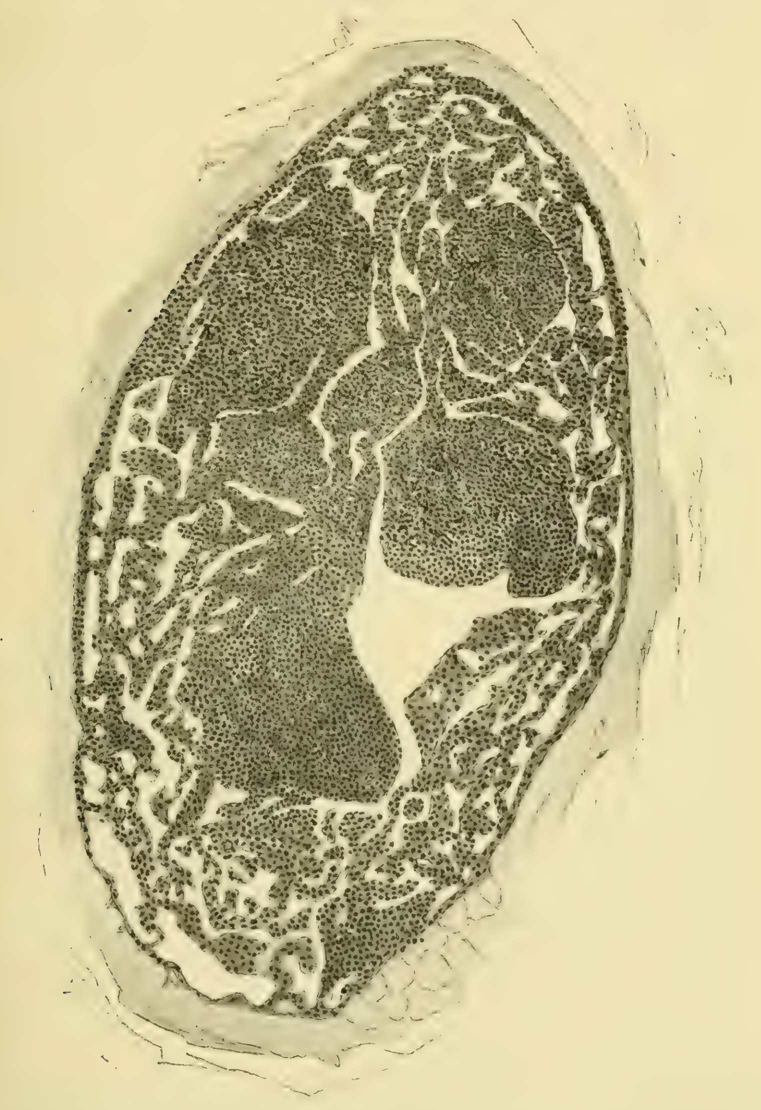
Textfig. 13. Querschnitt durch den Brustlymphknoten eines 16tägigen Entchens. (Vergr. 175mal.) *a* Hauptlymphraum mit anliegenden Lymphfollikeln.

erscheinen nackt. Mitosen im Follikel waren nicht zu finden, sie sind jedenfalls un gemein spärlich, was ja begreiflich erscheint, wenn man die allmähliche Entwicklung der Follikel, deren erste Anfänge noch in die Zeit des Embryonallebens fallen, ins Auge faßt. — Bezüglich der übrigen Bestandteile des Lymphknotens ist nichts Bemerkenswertes zu erwähnen.

Stadium XII. 24 Tage alte Ente (Textfig. 14). Die auf diesem Altersstadium zum erstenmal deutlich hervortretende Übereinstimmung der Struktur mit der des ausgebildeten Lymphknotens ist wiederum hauptsächlich auf den Fortschritt in der Entwicklung der Follikel zurückzuführen. Durch die auffallende Zunahme der Lymphkerne rechtfertigen sie nunmehr ihre Bezeichnung „Lymphfollikel" vollständig, indem sie zu rundlichen, mit Zellkernen dicht vollgestopften Haufen geworden sind, die hauptsächlich um den Hauptlymphraum gruppiert einerseits diesen begrenzen, andererseits mit ihren Ausläufern sich in die Bälkchen fortsetzen. Durch die Vorwölbung der Follikel gegen den in diesem Falle zentral verlaufenden Hauptlymphraum ist dessen frühere regelmäßige ovale Begrenzung mehr und mehr verloren gegangen, sie erscheint nun stark vorgebuchtet, flach gelappt, das Lumen oftmals bis zu einer schmalen Spalte verengernd. Nach wie vor ist der Zusammenhang des Hauptraumes mit den äußeren Lymphräumen mühelos nachzuweisen. Die wiederum leicht zu erkennende endotheliale Auskleidung verliert sich an den Stellen, wo der Hauptlymphraum in die peripheren Räume übergeht. Wie schon bemerkt, sind gegen die Bälkchen zu die Follikel nicht scharf abgesetzt, sondern die Kerninfiltration verschwindet, sich in diese verschieden weit hineinerstreckend ohne bestimmte Grenze und gibt so zu einer allmählichen, gegen die Follikel hin stattfindenden Auffaserung des Bälkchenbindegewebes Anlaß. Man kann auf diese Weise an typisch gebauten Lymphknoten zwei allerdings nicht scharf getrennte Schichten unterscheiden: eine äußere, die zellarm ist und reichliche Hohlräume aufweist, und eine mehr zentrale, kompaktere, zellreiche Schicht, die von den Lymphfollikeln eingenommen ist. Demnach wäre die für die Säugerlymphknoten übliche Unterscheidung in Rinden- und Marksubstanz für die Lymphknoten der Vögel nicht durchzuführen, da die morphologisch sich entsprechenden Elemente gerade gegenteilig gelagert sind.

Betrachtet man die Follikel dieses 24tägigen Tieres bei starker Vergrößerung, so ergibt sich, daß ihre Elemente einer

beachtenswerten Differenzierung unterliegen. Früher bestanden die Follikel, immer abgesehen von den Fasern des Stützgerüstes, ausschließlich aus kleinen stark färbbaren, regelmäßig runden,



Textfig. 14. Querschnitt durch den Brustlymphknoten eines 24 Tage alten Entchens. (Vergr. 175 mal.)

nackten Kernen mit feinen dichten Chromatinkörnchen. Nunmehr findet man auch in beträchtlicher Zahl, unregelmäßig zwischen den anderen liegend, Kerne, die sich sowohl durch Form als

auch Tinktion deutlich abheben. Sie sind beinahe doppelt so groß als die gewöhnlichen Lymphkerne, färben sich nie so dunkel wie diese, sondern nehmen einen regelmäßig hellen, fast durchscheinenden Farbenton an. und enthalten weniger, aber gröbere Chromatinkörnchen. Ihre Form gleicht in der überwiegenden Zahl einem unregelmäßigen Oval. Gleichzeitig mit ihrem Auftreten finden sich in den Follikeln Mitosen in großer Menge, so daß die Follikel nun Kerne in wechselnder Form und Größe in buntem Durcheinander enthalten. Diese großen, neu aufgetretenen Kerne sind zweifellos als „Lymphoblasten" zu bezeichnen, da sie solchen sowohl morphologisch als auch funktionell durch ihre besondere Vermehrungsfähigkeit gleichzusetzen sind (Taf. XVII, Fig. 5).

In den Lymphräumen selbst findet man die Bestandteile wie auch beim erwachsenen Tier: Rote Blutkörperchen, eosinophile Zellen in großer Zahl, massenhaft Lymphozyten mit regelmäßig rundem Kern und Plasmaleib, sowie nackte Lymphkerne.

Stadium VIII. 36 Tage alte Ente. Was den allgemeinen Bau des Lymphknotens dieses Stadiums betrifft bietet sich nichts Erwähnenswertes. Nahezu die ganze Umgebung des Hauptlymphraumes ist wieder in die Follikelbildung einbezogen worden, doch hat diese noch lange nicht die Ausdehnung erreicht, wie auf der vorigen Stufe, und es würde sich lediglich hiernach beurteilt, dieses Stadium dem 16tägigen anreihen. Auffallend ist jedoch, daß die Follikel keine einheitliche Färbung mehr annehmen, sondern schon durch die Tinktion eine Verschiedenheit ihrer Zusammensetzung erkennen lassen. Es treten nämlich in ihnen große, graublau aussehende, gleichmäßig dunklere Herde auf, die sich bei näherem Zusehen als runde unscharf abgegrenzte Anhäufungen von Lymphoblasten darbieten. Auf Taf. XVII, Fig. 6 ist eine Grenzzone zwischen Follikelkernen und Lymphoblasten abgebildet. Der Unterschied zwischen beiden Kernsorten ist unverkennbar. Es hat hier, während früher Lymphkerne und eigentliche Lymphoblasten im Follikel bunt durcheinander lagen, mit der Zunahme der Zahl der Lymphoblasten auch eine deutliche Scheidung derselben von den Follikelkernen stattgefunden, indem sich unter den Kernen einer Sorte nur ganz vereinzelt noch solche der anderen finden, und es sogar zu einer bindegewebigen Abgrenzung der lokalisierten Lymphoblastenanhäufung gegen den übrigen Follikel gekommen ist, die allerdings vorläufig nur aus sehr wenigen zirkulären Fasern besteht. Man kann

somit von der Ausbildung von Keimzentren sprechen, deren kleine Anfänge wir bei dem 24tägigen Tier schon kennen lernten. Mitosen sind nur auf die Keimzentren beschränkt, außerhalb derselben waren an den Lymphkernen nie mit Sicherheit Teilungsfiguren zu erkennen. Die rotgefärbten Bindegewebsfasern, die man im Follikel, besonders an seiner Peripherie unschwer zwischen den Kernen findet, scheinen sich um die Keimzentren herum anzuordnen, und nicht in deren Inneres sich fortzusetzen, wodurch auch der einheitliche Farbenton derselben zustande kommt. Die Zahl der solcherart deutlich hervortretenden Keimzentren ist noch gering, nur drei bis vier pro Lymphknoten, auffallend ist jedoch ihre relative Größe.

Stadium XIV. 57 Tage alte Ente. Mit dieser, ungefähr 2 Monate alten Entwicklungsstufe ist die Ausbildung des Lymphknotens als definitiv abgeschlossen zu betrachten, und wir finden gegenüber erwachsenen Tieren keine wesentlichen Unterschiede mehr. Wie aus dem Übersichtsbild (Textfig. 15), das der Größe wegen bei schwächerem System gezeichnet wurde, ersichtlich ist, kann man wieder zellarme und zellreiche Schicht voneinander trennen; da aber hier der Hauptlymphraum, um den die zellreiche Substanz liegt, exzentrisch verläuft, und auf dem gezeichneten Schnitt sich sogar in eine Ausbuchtung des Randes erstreckt, so grenzt an dieser Stelle auch die kernreiche Schicht fast direkt an die Oberfläche. Der Hauptlymphraum schiebt seine unregelmäßigen, spaltförmigen Ausläufer, die auf dem wiedergegebenen Schnitt öfter unterbrochen erscheinen, zwischen die Follikel, um sich in die Lymphräume des peripheren Teiles fortzusetzen. Die Endothelauskleidung, welche früher in Zusammenhang mit dem Endothel des Vas afferens sich zunächst nur auf den das Lymphgefäß innerhalb des Lymphknotens fortsetzenden Hauptlymphraum erstreckte, hat sich nunmehr fast überall auf die Bälkchen ausgedehnt, und ist demgemäß um den größten Teil der Lymphräume herum wahrzunehmen. Die Follikel sind sehr entwickelte breite Massen, die Lymphkerninfiltration hat sich mehr und mehr auch auf die übrige Lymphknotensubstanz erstreckt, welche zwischen ihren Bindegewebsfasern massenhaft Lymphkerne enthält, wodurch sowohl der wandständige Teil als auch die Stränge gegen früher eine bedeutende Dickenzunahmen erfahren haben.

Auf die Einzelheiten des Baues sei erst später bei Besprechung der Struktur des fertigen Lymphknotens eingegangen, das eigentlich Interessierende des in Rede stehenden Stadiums

sind die Keimzentren, die hier in sehr verschiedenen Stufen der Entwicklung nebeneinanderliegend angetroffen werden. Sie sind z. T. erst im Entstehen begriffen, und bieten sich als unregelmäßige, noch nicht abgegrenzte Haufen von Lymphoblasten dar (Textfig. 15), in den meisten Fällen ist eine bindegewebige Hülle von verschiedener Stärke bereits vorhanden (Taf. XVII,



Textfig. 15. Querschnitt durch den Brustlymphknoten einer 57 tägigen Ente. (Vergr. ca. 90 mal.) *N* Nerv.

Fig. 6, 7), und man trifft dann eine eigenartige Blutgefäßordnung um sie herum an. Die Gefäße umspinnen nämlich, der bindegewebigen Kapsel der Keimzentren entlang verlaufend diese in Form eines kapillaren Netzwerkes, der Begrenzung dadurch besondere Stärke und Deutlichkeit verleihend. Man trifft fast keinen Schnitt, auf dem nicht an der Peripherie des Keimzentrums ein

Gefäß längs oder quer getroffen ist, oder wenigstens einige Blutkörperchen als Andeutung einer feinen Kapillare liegen. Es dürften somit die Keimzentren als abgegrenzte Komplexe von Lymphkernen aufzufassen sein, die durch reichliche Blutgefäßversorgung die Fähigkeit besonders rascher Vermehrung erhalten. Das Keimzentrum ist stets gefäßfrei, auch die Gerüstfasern in seinem Innern sind ungeheuer zart und spärlich und es ist oft schwer zu entscheiden, ob solche nicht von der Kontur eines tiefer liegenden Kernes vorgetäuscht werden. Die Kernteilung im Inneren der Keimzentren ist in reger Tätigkeit, ein helles Zentrum ist jedoch nicht zu bemerken. Die Größe ist auffallend, sie nehmen mitunter nahezu die ganzen Follikel ein.

3. Histologie der Lymphknoten erwachsener Tiere.

Aus dem gelegentlich der Entwicklungsgeschichte Besprochenen sowie der Textfig. 15 und Taf. XVII, Fig. 9 geht die Gewebsanordnung in den typisch gebauten Lymphknoten zur Genüge hervor. Es ist selbstverständlich, daß gelegentlich abweichende Verhältnisse angetroffen werden, doch sind solche Fälle ungeheuer selten und insofern belanglos, als es für die Lymphknoten der Säuger nach den eingehenden vergleichenden Untersuchungen Richters (31) fast noch schwerer erscheint, ihren Bau auf ein stets passendes Schema zurückzuführen. Es erübrigt sich also nur noch die histologischen Details der einzelnen Bestandteile der Lymphknoten zu schildern, und unter Berücksichtigung der hierüber von Fleury und Pensa gewonnenen Resultate einen Vergleich mit den Lymphknoten der Säugetiere zu ziehen. Selbstverständlich bezieht sich die nachstehende Beschreibung auf beide Lymphknotenpaare, da ja beide identisch gebaut sind.

Fleury unterschied bei den Lymphknoten der Vögel Kapsel und „Substance propre“, welche wieder von Follikeln und „Cordons lymphatiques“, also Marksträngen, gebildet sei. Zwischen ihnen liegen die „Sinus lymphatiques“, die er der Form nach in zwei Kategorien scheidet: in periphere, die die Form von Kreisen und Ovalen besitzen, und in zentrale, die in Gestalt von Rissen und Spalten sich zwischen die Follikel erstrecken. Er betont den Zusammenhang zwischen peripheren und zentralen Sinus.

Pensa gebraucht die gleiche Nomenklatur wie Fleury, er spricht von Kapsel, „Cordoni linfatici“, also auch Marksträngen,

die er jedoch ebensooft „Trabekel“ nennt, von Follicoli und von Seni linfatici, also Sinus, die er auch „Lakunen“ bezeichnet.

A. Kapsel. Fleury sagt hierüber: „Die Kapsel ist sehr zart, sie ist gebildet von einer Schicht fibrösen, mit zahlreichen Leukozyten infiltrierten Gewebes, welches niemals in das Innere des Organs einen Fortsatz oder eine Scheidewand schickt.“

Pensa unterscheidet an der Kapsel drei Schichten: ein Strato periferico, das aus Bindegewebsfasern und spärlichen zelligen Elementen besteht und die Fortsetzung der Adventitia des Lymphgefäßes darstellt; eine mittlere Schicht, die sich stark mit linfoiden Elementen infiltriert zeigt, glatte Muskelfasern enthält, und der Tunica media des Lymphgefäßes entspricht und endlich die innerste oder Endothelschicht. Zwischen Kapsel und Drüsensubstanz macht er keinen Unterschied, sondern sagt, daß sich die Kapsel einfach in die Markstränge fortsetzt.

Wenn wir von der Säugetierhistologie ausgehen, so haben wir unter Lymphknotenkapsel die allseitig geschlossene, aus fibrillärem Bindegewebe mit eingestreuten glatten Muskelfasern bestehende Hülle zu verstehen, die bei den verschiedenen Tieren in wechselnder Stärke das Lymphknotengewebe absolut von der Umgebung trennt und die als „Trabekel“ bezeichnete Scheidewände ins Innere des Lymphknotens sendet. Vergleichen wir mit dieser Definition die oben wiedergegebenen beiden Beschreibungen der Kapsel so läßt sich folgern, daß entweder die Kapsel der Vogellymphknoten im Bau wesentlich von der der Säugerlymphknoten abweicht, oder aber, daß die beiden Autoren die in der Histologie der Säugerlymphknoten üblichen Benennungen nicht auf die genau entsprechenden Teile der Vogellymphknoten anwendeten.

Um nun die Frage des Vorhandenseins einer Kapsel entscheiden zu können ist ein Zurückgreifen auf die Entwicklungsgeschichte unerläßlich. Wir sahen, daß die Entstehung des Lymphknotens in der Weise erfolgte, daß um das ursprüngliche Lymphgefäß sich eine Verdichtungszone von Mesenchym bildete, welche in Form von Zapfen ins Lumen des Gefäßes vorwuchs, aber immer als Randzone um die ganze Anlage herum erhalten blieb. Zunächst war der Übergang dieser verdickten Zone zum umgebenden Mesenchym ziemlich unscharf, nach Abschluß des Größenwachstums der Anlage, d. h. nachdem (ca. am 23. Tage) genügend Elemente zur selbständigen Weiterentwicklung einbezogen worden sind, heben sich beide Gewebsarten schärfer voneinander ab, ohne

jedoch durch eine Kapsel geschieden zu werden. Es sei zum Beweis nochmals auf das p. 389 Gesagte hingewiesen, wo bei dem 5tägigen Tiere an Stellen, an denen der Rand der Lymphknotenanlage nicht geschlossen war, einfach jede Grenze zwischen dem Bindegewebe der Halsregion und dem Lymphknoten fehlte. Diese Verhältnisse bleiben auch späterhin bestehen. Überall, auch bei den ältesten Tieren, sind mühelos Stellen zu finden, wo die Randzone des Lymphknotengewebes in die Umgebung ganz allmählich übergeht und sich unscharf verliert, was besonders gegen das Fettgewebe der Nachbarschaft hin der Fall ist. Allerdings wird häufig eine Kapsel vorgetäuscht, indem an Stellen, wo das Bindegewebe der Umgebung dichter liegt oder wo der Lymphknoten an andere Organe grenzt, z. B. den Nerven (Textfig. 15), die Vene u. dgl. sich das diesen Organen zugehörige Bindegewebe der Lymphknotenoberfläche zirkulär anordnet und auf die betreffenden Strecken hin eine oft unverhältnismäßig starke Grenzzone zwischen Lymphknoten und Nachbarschaft bildet. Es ist jedoch hervorzuheben, daß eine derartige Abgrenzung niemals ein Bestandteil des Lymphknotens selbst ist, sondern nur ein Produkt der jeweiligen Nachbarorgane.

Pensa hat einfach den randständigen Teil des Lymphknotens als Kapsel bezeichnet und hat unter dieser Voraussetzung ganz das Recht Kapsel und Lympkknotensubstanz nicht voneinander zu trennen — wir sahen ja selbst, daß entwicklungsgeschichtlich diese Teile ein und dasselbe sind — aber seine Bezeichnung ist nicht korrekt. Es wäre ja auch nach den für die Säugerlymphknoten geltenden Grundsätzen ganz undenkbar, daß sich die Kapsel in die Lymphstränge und damit indirekt in die Lymphfollikel fortsetzte, wie das dann bei den Vogellymphknoten der Fall wäre.

Fleury hat nur die äußerste Schicht des Lymphknotenrandes als „Kapsel“ abgetrennt. Er versteht also unter Kapsel das, was Pensa als „Strato periferico“, als Adventitia bezeichnet. Indes liegt auch hierzu keine Berechtigung vor, da es sich um kein individualisiertes Gewebe handelt, das sich auch seinem Verhalten nach durchaus nicht mit dem der Lymphknotenkapsel der Säuger deckt.

Somit ergibt sich das Resultat, daß die Lymphknoten der Vögel einer besonderen bindegewebigen Umhüllung entbehren und wir nicht von einer Kapsel, sondern nur von einer Wand oder einem randständigen Teil des Lymphknotens zu sprechen

berechtigt sind. Aus dem Fehlen der Kapsel folgert selbstverständlich auch, daß keine „Trabekel" vorhanden sein können, und somit der Lymphknoten eine einheitliche, nicht durch Septen abgeteilte Masse darstellt.

B. Die Grundsubstanz. Da den Lymphknoten der Vögel eine Kapsel fehlt und, wie p. 387 erörtert, auch ein äußerer Grenzsinus nicht zur Ausbildung gelangt, so wird, wie wir eben sahen, ihre Grenze von Lymphknotensubstanz selbst gebildet, und wir müssen diese daher in einen randständigen Teil und in das eigentliche Grundgewebe einteilen. Letzteres durchzieht in Form von Strängen und Bälkchen, von der Wand abzweigend, den ganzen Lymphknoten mit Ausnahme des Hauptlymphraumes, und geht ohne Grenze in die Follikel über. Man wäre daher versucht es auch als Stützgerüst zu bezeichnen, doch wäre diese Benennung im Hinblick auf die Beschaffenheit des „Stützgerüstes" der Säugerlymphknoten inkorrekt[1]). Wie schon erörtert, sind beide Teile der Grundsubstanz entwicklungsgeschichtlich identisch, ein anderer als der durch die äußere Lage gegebene Unterschied ist nicht vorhanden, sie sind sich auf allen Stufen der Entwicklung vollkommen gleich und gehen auch ohne jede Grenze ineinander über.

Ihre Grundlage ist gebildet aus fibrillärem Bindegewebe, dessen Umwandlung aus den Mesenchymzellen wir gradatim verfolgen konnten. Dieses Bindegewebe ist fast nirgends zu Bündeln angeordnet, sondern besteht überwiegend aus Einzelfasern mit auffallend geschlängeltem Verlauf, die massenhafte Anastomosen mit benachbarten Fasern eingehen, so daß mitunter — wären die Fasern nicht doch hauptsächlich in einer Verlaufsrichtung angeordnet — eine große Ähnlichkeit mit retikulärem Gewebe entstünde. Die auf diese Weise gebildeten, besonders im wandständigen Teil beträchtlichen Maschen sind dicht mit Leukozyten vollgestopft, und das ganze mit einer überall vorhandenen Endothelschicht überkleidet. Bei alten Tieren überwiegt der bindegewebige Charakter und ist die Leukozyteninfiltration geringer.

1) Es ist nötig, hier eine Bemerkung einzuschieben. Gelegentlich der entwicklungsgeschichtlichen Schilderungen wurde öfters der Ausdruck „Balken", „Gerüstwerk" u. dgl. gebraucht. Es ließen sich solche Benennungen für die Form und Anordnung der Grundsubstanz des Lymphknotens nicht umgehen. Daher sei hervorgehoben, daß diese Bezeichnungen rein beschreibend gebraucht wurden, und nicht mit dem histologisch streng umschriebenen Begriff: „Trabekel" gleich gesetzt werden dürfen.

Zum Vergleich seien auch die kurzen Schilderungen FLEURYS und PENSAS wiedergegeben. FLEURY sagt: „Die Cordons lymphatiques sind genau so gebaut wie die Follikel, haben aber verhältnismäßig mehr „tissu de charpent“ und nehmen daher eine mehr rötliche Färbung an als die violetten Follikel.“ PENSA gibt an: „Die Struktur der Cordoni linfatici entspricht fast genau den inneren Kapselschichten (= unserem wandständigen Teil). Sie sind zusammengesetzt aus einem lockeren Bindegewebsstroma (stroma connettivale lasso), überkleidet von Endothelzellen. Ein echtes Retikulum, wie in den „Cordoni“ und Follikeln der Säugerdrüsen tritt nicht in Erscheinung. Man hat in dem Gewebe (spessore) der Markstränge außer den Bindegewebsfibrillen noch die zelligen Elemente zu unterscheiden, die in dessen Maschen eingeschlossen sind.“ Glatte Muskelzellen, wie sie PENSA in den Cordoni und der Kapsel fand, konnte ich nirgends nachweisen und vermute, daß die von PENSA gefundenen den hier reichlich verlaufenden Blutgefäßen zugehörten.

Wollen wir zu den eben beschriebenen Teilen eine analoge Gewebsart in den Säugerlymphknoten suchen, so finden wir eine solche wohl in den Marksträngen, und die Bezeichnungen FLEURYS und PENSAS bestehen zu Recht. In der Tat paßt die nachstehend aus SOBOTTA (34) wiedergegebene Schilderung im großen und ganzen auch auf die Markstränge der Vogellymphknoten: „Die Marksubstanz der Lymphknoten wird außer von dem hier weit gröberen retikulären Gewebe von unregelmäßig gestalteten anastomosierenden Strängen, den Marksträngen der Lymphdrüse gebildet. Diese gehen von der Rindensubstanz aus, wo sie mit den Follikeln zusammenhängen und durchziehen anastomosierend die ganze Marksubstanz.“ Ihrer peripheren Lage nach sind sie bei den Vögeln allerdings besser als „Lymphstränge“ statt als Markstränge zu bezeichnen.

C. Follikel: Der von den Follikeln eingenommene Teil ist verschieden groß, übertrifft jedoch regelmäßig den von den Lymphsträngen okkupierten. Meist durchziehen sie den Lymphknoten von einem Pol zum andern, sind im mittleren Abschnitt am entwickeltsten, und nur selten trifft man Partien im Lymphknoten, die ganz frei von Follikeln sind. FLEURY meint, „daß Follikel und Markstränge nicht in bestimmten Regionen des Organs gelagert seien, sondern durchaus gemischt, Follikel fänden sich sowohl im Zentrum als auch am Rande unmittelbar unter der Kapsel“. Aber schon PENSA schränkt diese Ansicht von der

regellosen Verteilung insofern ein, als er sagt: „In Fällen, wo in der Drüse ein großer Hohlraum ist (er meint den Hauptlymphraum), bemerkt man, daß die Follikel besonders verteilt sind an der Peripherie dieser Höhlung, gleichsam als sei diese von ihnen selbst begrenzt." Wir haben aus der Entwicklungsgeschichte ersehen, daß die Follikel allerdings eine bestimmte Lage haben, und zwar in der Umgebung des Hauptlymphraumes und daß bei dem überwiegend zentralen Verlauf desselben auch die Follikel im Zentrum liegen. Es sind dies die Fälle, wo man, wie auf p. 392 angedeutet, eine Scheidung des Lymphknotengewebes in zwei Schichten durchführen könnte. Durch die nicht immer konstante Lage des Hauptlymphraumes und durch seine variable Form verwischen sich jedoch öfters diese Verhältnisse und die Follikel können dann allerdings auch an der äußeren Grenze des Lymphknotens liegen. Der Bau der Follikel ist im Prinzip derselbe wie der der Lymphstränge, man kann sie, wie Pensa sagt, „als einfache Erweiterungen der Markstränge" bezeichnen. Es wurde auf diesen Umstand, den allmählichen Übergang der Markstränge in die Follikel schon auf p. 392 hingewiesen. Die Fasern des Lymphstrang-Bindegewebes sind durch die massenhaft zwischengelagerten Lymphozyten hier zu sehr weiten Maschen auseinandergedrängt, so daß die Bezeichnung eines Retikulums ganz berechtigt ist. Auch über die zirkuläre Anordnung der Fasern um die Keimzentren wurde schon weiter oben gesprochen. Sehr häufig sieht man (Taf. XVII, Fig. 8), daß das Follikelgewebe von den durch einen bindegewebigen Ring deutlich abgegrenzten Keimzentren retrahiert ist, so daß eine als helle Zone auffallende lymphatische Scheide um diese entsteht. Aus der Deutlichkeit der Abgrenzung der Keimzentren scheint hervorzugehen, daß bei den Vögeln diese Gebilde keineswegs so variabel und fluktuierend sind, wie dies nach Hilles (14) Untersuchungen für die Säugerlymphknoten anzunehmen ist. Im übrigen bieten die Keimzentren nichts von dem bei Säugern über sie Bekannten Abweichendes. Ihre Größe scheint auch bei älteren Tieren beträchtlich zu sein, auch fand ich niemals die helle Zone in der Mitte so ausgeprägt, daß man sie als „Vakuolen" hätte bezeichnen können.

D. Sinus. Herkömmlich werden die innerhalb des Lymphknotens zur Lymphzirkulation dienenden Hohlräume Lymphsinus benannt. Dieses System von Lymphwegen ist in den Lymphknoten der Vögel außerordentlich hoch ausgebildet. Nach der topographischen Anordnung könnte man sie, wie das Fleury tut,

in periphere und zentrale Sinus unterscheiden, oder nach der Art ihrer Entstehung diese auch primäre und jene sekundäre heißen, indes hat diese Unterscheidung nur zum Verständnis der Entwicklung Wert, für den ausgebildeten Lymphknoten ist sie entbehrlich. Sie stellen ein vollkommen zusammenhängendes Gefäßsystem dar, das zwischen den Lymphsträngen, infolge der mannigfachen Verflechtung derselben, äußerst unregelmäßige Form hat und sich zwischen die Follikel in Form unregelmäßiger Lücken und schmaler Spalten einschiebt. Sie sind gleicherweise gegen die Follikel als auch gegen die Wandung der Lymphstränge durch ein Endothelhäutchen abgegrenzt, dessen Entstehung p. 390 erwähnt worden ist. Sehr beachtenswert ist, daß die Sinus vollkommen frei sind, und ihr Lumen nicht von Retikulumfasern durchzogen ist, wie wir das bei den Säugerlymphknoten antreffen. Es erklärt sich daraus die bei Injektionen frappierend rasche Passage der Injektionsmasse durch den Lymphknoten. Über den zelligen Inhalt der Sinus, der im wesentlichen aus den gleichen Bestandteilen besteht wie bei den Säugerlymphknoten, ist nichts besonderes zu sagen. Man findet rote Blutkörperchen, Lymphozyten mit all ihren verschiedenen Formen, eosinophile Zellen und andere Zerfallserscheinungen, Riesenzellen und mitunter Pigmentzellen. Fleury sowohl wie Pensa haben diesen zelligen Elementen große Aufmerksamkeit geschenkt und geben davon genaue Beschreibungen, auf welche hiermit verwiesen sei.

4. Die Blutgefäßversorgung der Lymphknoten.

Die arterielle Versorgung der Lumbaldrüsen erfolgt von den dünnen Art. lumbales aus, welche zwischen Wirbelsäule und Lymphknoten verlaufend in der Hauptsache in den Wirbelknochen eintreten, und nach unten nur wenige Zweige für den Lymphknoten abgeben. Bei den Zervikothorakalknoten geschieht die Ernährung von den Carotides communes aus. Die jederseits aus den Armkopfarterien entspringenden Carotides communes gabeln sich nämlich in Höhe der Schilddrüse, und meist von dieser verdeckt, in vier Äste: einer läuft als Carotis weiter, einer stellt die Art. vertebralis dar, einer versorgt Schlund, Luftröhre und Halsvenen und einer geht zur Unterhaut des Halses. Dieser letztere, am weitesten unten aus der Carotis communis hervorgehende Stamm ist es, der auch die Lymphknoten der Brust versorgt.

Die Verhältnisse sind wegen der asymmetrischen Lage der Truncus brachiocephalici nicht immer gleich. In den allermeisten Fällen gibt das genannte Gefäß ein nach rückwärts laufendes Stämmchen ab, von dem zunächst wieder eine schwache Abzweigung N. vagus geht, während das stärkere Ästchen an den oberen Pol des Lymphknotens tritt. Es verzweigt sich nunmehr an der Oberfläche des Lymphknotens und durchbohrt an verschiedenen Stellen die Kapsel. Eine kleine Menge Bindegewebes mit sich nehmend verläuft und verästelt es sich nun in den Lymphsträngen, diesen dadurch jeweils größere Stärke verleihend, gelangt in die Lymphfollikel, wo es sich zu Kapillaren auflöst und besonders um die Keimzentren körbchenartige Geflechte bildet. Es mag an dieser Stelle auf die Frage des Blutgehaltes der Lymphknoten eingegangen werden. Wie schon LAUTH, FLEURY und PENSA feststellten, und wie man sich bei Betrachtung eines jeden Schnittes durch einen Lymphknoten überführen kann, haben die Sinusse einen wechselnden Gehalt an Blutkörperchen, der sich durch verschiedene Färbung des Lymphknotens kennzeichnet. Normalerweise ist der Blutgehalt der Sinusse gering, der Lymphknoten besitzt dann blaßrötliches Aussehen, mitunter — besonders bei den Zervikothorakalknoten verendeter Tiere ist dies der Fall — kann der Lymphknoten infolge starker Blutfülle dunkelblaurot erscheinen. PENSA gibt für das Vorkommen der Blutplättchen in den Lymphsinus keine Erklärung; LAUTH meinte, dieses Blut sei bei durch Halsschnitt getöteten Tieren von der Wunde aus aufgesogen worden; FLEURY nimmt entgegen dieser unwahrscheinlichen Ansicht LANTHs hauptsächlich Rückstauung des Blutes aus den Venen an und betont die Geschlossenheit der Blutzirkulation innerhalb des Lymphknotens, „indem sich die Kapillaren zu kleinen Venen sammelten und sich niemals Blutgefäße in die die Markstränge („Cordons“) umgebenden Sinusse öffnen, wie das bei der Milz der Fall ist.“ Diese Angaben FLEURYS fand ich bestätigt. Der Blutgehalt der Lymphräume kann nur aus der Vene stammen und läßt sich unschwer durch den bei Schilderung der Mündungsverhältnisse erwähnten fast unmittelbaren Zusammenhang zwischen Lymphknoten und venösem System erklären. Findet man schon normalerweise, selbst im frühen Embryonalleben, wo überhaupt noch keine Lymphknotenanlage da ist, Blut in den Lymphgefäßen — und zwar stets reichlicher in der Nähe der Mündung als im peripheren Verlauf —, so ist es leicht zu begreifen, daß bei vielen verendeten Tieren durch Insuffizienz der

Klappe, welche den kurzen weiten Ausführungsgang an der Mündung in die Vene abschließt, eine Rückstauung bedeutender Blutmengen in die Lymphwege zustande kommt. Da an den Lumbalknoten die Mündungsverhältnisse andere, nicht so unmittelbare sind, wie an den Brustlymphknoten, so gewahrt man an ihnen auch niemals die Blutfülle und dunkelrote Farbe, wie sie bei letzteren häufig getroffen wird.

Die Venen, die aus den Brustlymphknoten kommen, sammeln sich zu einem Stämmchen, das nach kurzem geraden Verlauf sich in die Jugularis ergießt. Eine besondere Stelle (Hilus) für den Ein- und Austritt der Gefäße, wie bei den Lymphknoten der Säuger, ist also bei den Lymphknoten der Vögel nicht vorhanden.

5. Verbreitung der Lymphknoten bei verschiedenen Vogelspezies.

Es wurde schon weiter oben auf den eigenartigen Umstand hingewiesen, daß alle Autoren, die sich mit dem Lymphsystem und speziell mit den Lymphknoten der Vögel beschäftigten, ausnahmslos die Gans als Objekt ihrer Beschreibungen wählten. Zwar gibt jeder an, verschiedene Ordnungen der Vögel untersucht zu haben, indes verliert keiner ein Wort darüber, ob er auch bei anderen Tieren als der Gans Lymphknoten fand. Leider machte mir die Beschaffung genügenden Materials zu einer vergleichenden Untersuchung zu viel Schwierigkeiten, denn um ein einwandfreies Ergebnis zu erhalten, wäre es nötig gewesen, von jeder Familie mehrere Exemplare und diese in frischem Zustand zu präparieren, da man sonst sehr leicht Irrtümern zum Opfer fällt. Es können z. B. abgesprengte Thymusläppchen, ferner vor allem die in Zahl und Lage wechselnden Kiemenspaltenderivate, welche mikroskopisch Lymphknoten gar nicht unähnliche, von Trabekeln durchsetzte Rundzellenkonglomerate vorstellen, zu Verwechslungen Anlaß geben. In der Lendengegend könnten auch die beträchtlichen Sympathikusganglien bei nur makroskopischer Betrachtung Lymphknoten vortäuschen. Ich mußte mich daher bei meinen Untersuchungen hauptsächlich auf Vertreter der Ordnung „Anseriformes“ beschränken, nämlich Schwäne, Gänse und Enten (Hausente, Wildente, Brautente, Baumente, ind. Laufente), bei welchen vollkommen übereinstimmende Verhältnisse angetroffen wurden. Mit Sicherheit glaube ich das Vorkommen von Lymph-

knoten bei Papageien und den ganzen Ordnungen der Coraciformes und Passeriformes ausschließen zu können, ebenso bei den Gallinaceen, denn trotz Präparation und Injektion einer beträchtlichen Zahl derartiger Tiere (auch großer Vertreter wie Truthühner, Pfauen) konnte ich nie Lymphknoten nachweisen. Bestimmt hingegen fand ich solche beim Wasserhuhn (Fulica atra) und bei Möven (Larus argentatus), also bei Ordnungen, die systematisch höher stehen als die Anseriformes, weshalb ich vermute, daß das Vorhandensein von Lymphknoten nicht mit der systematischen Stellung, sondern eher mit der Lebensweise der betreffenden Vögel (Wasser-, Sumpf-, Strandvögel) und dementsprechender ungleicher Ausbildung des Lymphsystems in Zusammenhang steht.

Zusammenfassung.

1. Lymphknoten sind vorläufig noch nicht bei allen Vogelspezies nachgewiesen, sondern kommen wahrscheinlich ohne Rücksicht auf systematische Stellung nur Wasser-, Sumpf- und Strandvögeln zu.

2. Den Anatiden, welche für die vorliegende Arbeit als Untersuchungsobjekte dienten, kommen übereinstimmend zwei Paar echter Lymphknoten zu, welche in den Verlauf der größeren Lymphwege als spindelförmige, verhältnismäßig beträchtliche Gebilde eingeschaltet sind.

3. Das erste Paar liegt am Brusteingang, und man benannte diese beiden Lymphknoten Cervicothorakalknoten. Sie stellen eine Erweiterung des die Jugularis begleitenden Lymphgefäßes dar und liegen daher dem Endverlauf der Jugularis dicht an. — Das zweite Paar liegt in Höhe der Geschlechtsdrüse dicht unter der Wirbelsäule; die zu ihm gehörigen Lymphknoten werden von dem die Aorta abdominalis jederseits begleitenden Lymphgefäß gebildet und führen die Bezeichnung Lumbalknoten.

4. Die Entwicklung des Lymphgefäßsystems erfolgt durch Sprossung aus dem venösen Gefäßsystem von den zwei Stellen aus, an denen dauernd eine Kommunikation zwischen Lymphgefäß- und Venensystem verbleibt, nämlich von den vorderen Hohlvenen und den Beckenvenen aus.

5. Die Entwicklung der Lymphknoten setzt zirka am 15. Tage, also um die Mitte des Embryonallebens in der Weise ein, daß sich an der der Lymphknotenlage entsprechenden Stelle um das vorher einfache röhrenförmige Lymphgefäß eine Verdichtungs-

zone von Mesenchym anlegt, welche in Form von Strängen gleichmäßig ringsum in das Lumen des Lymphgefäßes vorwächst und dieses so in ein maschiges System kleinerer Lymphräume umwandelt.

6. Die bisher der der Säugerlymphknoten analoge Entwicklung erfährt auf dem nächsten Stadium eine grundlegende Abweichung dadurch, daß es nicht zur Ausbildung eines Rand- oder Grenzsinus kommt, sondern eines „Hauptlymphraumes", der in fast ausnahmslos zentralem Verlauf als direkte Fortsetzung des ursprünglichen Lymphgefäßes die Anlage von einem Pol zum anderen durchzieht. Er steht mit den kleineren peripheren Lymphräumen allenthalben in Verbindung.

7. Gleichzeitig setzt die Umwandlung der Mesenchymstränge in Bindegewebe und ihre Infiltration mit Leukozyten ein, so daß sie zu „Lymphsträngen" werden.

8. Wie sich bei den Säugetierlymphknoten die Leukozyteninfiltration am Grenzsinus lokalisiert, so erfolgt sie bei den Vögeln um den Hauptlymphraum und gibt so zur Entstehung von Lymphfollikeln Anlaß, die demgemäß zentral liegen. Es sind somit in den typisch gebauten Vogellymphknoten die Elemente umgekehrt gelagert, wie bei den Säugern, so daß wir nicht von Rinden- und Marksubstanz sprechen können. Mit dem Wachstum der sich gegen den Hauptlymphraum vorwölbenden Follikel wird dieser sehr verengert und unregelmäßig, so daß er auf älteren Stadien nicht immer leicht als solcher zu erkennen ist.

9. Gegen Ende des ersten Lebensmonats nach dem Ausschlüpfen treten in den Follikeln Lymphoblasten und alsbald auch Keimzentren auf; gegen Ende des zweiten Monats ist die Entwicklung des Lymphknotens vollendet.

10. Bei den Lymphknoten der Vögel kommt es nicht zur Ausbildung einer Kapsel und damit fehlen auch alle von ihr ausgehenden, für die Säugerlymphknoten wesentlichen Gebilde, nämlich die von der Kapsel ausgehenden Trabekel und das wiederum mit den Trabekeln zusammenhängende Sinusretikulum. Demzufolge ist die Begrenzung der Vogellymphknoten von Drüsensubstanz selbst gebildet, diese ist nicht durch Scheidewände abgeteilt und die Lymphbahnen sind vollständig frei.

11. Die Grundsubstanz läßt sich unterscheiden in den wandständigen Teil, die Lymphstränge und die Lymphfollikel. Wandständiger Teil und Lymphstränge sind völlig übereinstimmend und sehr einfach gebaut: Sie bestehen aus fibrillärem Bindegewebe,

dessen weite Maschen mit Leukozyten vollgestopft sind. Die Follikel stellen nur Erweiterungen der Lymphstränge dar, deren Maschen durch stärkere Infiltration mit Leukozyten noch mehr auseinandergedrängt sind. Gegen das Hohlraumsystem, die Lymphsinusse, hin sind Wand, Lymphstränge und Follikel durch ein Endothelhäutchen abgegrenzt.

12. Wie bei den Säugern enthalten die Follikel als spezifischen Bestandteil die Keimzentren, welche durch zirkuläre Bindegewebsfasern deutlich abgegrenzt und von einem feinen Kapillargeflecht umsponnen sind. Sie stellen bei den Vögeln somit konstantere Gebilde dar als die Keimzentren der Säugetierlymphknoten.

13. Ein Hilus fehlt den Lymphknoten der Vögel, Blut- und Lymphgefäße können an verschiedenen Stellen in den Lymphknoten eintreten.

Das vorliegende Thema wurde mir von Herrn Obermedizinalrat Prof. Dr. Baum in Dresden zur Bearbeitung überlassen, die Arbeit selbst wurde im Phyletischen Museum der Universität Jena unter Leitung des Herrn Prof. Dr. Johannes Meisenheimer ausgeführt. Ich erlaube mir an dieser Stelle Herrn Obermedizinalrat Prof. Dr. Baum für die liebenswürdige Zuweisung des Themas, sowie Herrn Prof. Dr. Meisenheimer für die stets gern gegebene Anleitung und die dauernde Unterstützung bei der Anfertigung der Arbeit meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

1) Bartels, P.: Das Lymphgefäßsystem in v. Bardelebens Handbuch der Anatomie. Jena 1909.
2) Birch: The history of the royal Society of London. Vol. III. 1676.
3) Budge, A.: Untersuchungen über die Entwicklung des Lymphsystems beim Hühnerembryo. Archiv f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Anat. Abt. Leipzig 1887.
4) Chievitz: Zur Anatomie einiger Lymphdrüsen in erwachsenem und fötalem Zustand. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. 1881.
5) Ellenberger-Baum: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. 1900.
6) Fleury, S.: Recherches sur la structure des ganglions lymphatiques de l'oie in Archives d'Anat. microscop., Tome V. Paris 1903.
7) Fohmann, V.: Anatomische Untersuchungen über die Verbindung der Saugadern mit den Venen. Heidelberg 1821.
8) Gadow, H. und Selenka, E.: Vögel. Leipzig 1891.
9) Gegenbaur: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig 1901.

10) Gerota: Zur Technik der Lymphgefäßinjektion, eine neue Injektionsmasse der Lymphgefäße. Anat. Anz. 1896, Bd. XII.
11) Gulland: The developpement of adenoid tissue with special reference to the tonsils and thymus. Reports of the laboratory of the royal college of physicians, Vol. III. Edinburg 1891.
12) Gurlt, E. F.: Anatomie der Hausvögel. Berlin 1849.
13) Hewson, W.: An account of the lymphatic system in birds. Philosoph. Transact., Vol. LVIII. London 1768.
Ders., Experimental inquiries into the lymphatic system. London 1771.
14) Hille, R.: Untersuchungen über das Vorkommen der Keimzentren in den Lymphknoten von Pferd, Rind, Schwein und Hund und über den Einfluß des Lebensalters auf die Keimzentren. Inaug.-Diss. Leipzig 1908.
15) Hunter, W.: Medicinal commentaries Part I, Chapt 2, Of the origin and use of the lymphatic vessels. London 1762.
16) Jacoboeus, Olig: Anatomia ciconiae in Th. Bartholini act. med. et philosoph. Hafniensis, Vol. V. 1677—1679.
17) Lang, J.: Physiologia in Opera medica omnia. Lips. 1704.
18) Larcher, O.: Mélanges de Pathologie comparée et de Tératologie. Paris 1878.
19) Lauth, M. E.: Mémoire sur les vaisseaux lymphatiques des oiseaux et sur la manière de les préparer. Annales des sciences naturelles. Paris 1824.
20) Lister, Martin: Dissertatio de humoribus. 1711.
21) Magendie: Mémoire sur les vaisseaux lymphatiques des oiseaux. Journal de Physiologie de Magendie 1821, Tome I.
22) Martin: Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. 1900.
23) Marshall, W.: Der Bau der Vögel. Leipzig 1895.
24) Meckel, J. F.: System der vergleichenden Anatomie. Halle 1831.
25) Monro, A.: A treatise on comparative Anatomy, veröffentlicht durch seinen Sohn. London 1783.
26) Müller, Robert: Über den Tannenbergschen Körper, in Pflügers Archiv für die gesammte Physiologie des Menschen und der Tiere. Bonn 1908.
27) Panizza, B.: Osservazioni anthropo-zootomiche-physiologiche. Pavia 1830.
28) Pensa, Ant.: Della struttura e dello sviluppo dei gangli linfatici degli uccelli (anser domesticus) in „Ricerche fatte nel laboratorio di anatomica normale della R. Università di Roma ecc.“, Vol. XII. Roma 1906.
29) Peyer: Dissertatio de glandulis intestinorum in Parerga anatom. et medica. 1677.
30) Retterer, W.: Parallèle des ganglions lymphatiques des Mammifères et des Oiseaux in „Comptes rendues de l'Association des Anatomistes“. Bibliographie anatomique, Supplément. 1912.
31) Richter, J.: Vergleichende Untersuchungen über den mikroskopischen Bau der Lymphdrüsen von Pferd, Rind, Schwein und Hund. Archiv f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1902, Bd. LX.

32) Saxer, F.: Über die Entwicklung und den Bau normaler Lymphdrüsen und die Entstehung der roten und weißen Blutkörperchen. Anat. Hefte, I. Abt., 19. Heft (6. Band 1896).
33) Sertoli: Über die Entwicklung der Lymphdrüsen. Sitzungsbericht der Wiener Akademie, math.-naturw. Klasse, Bd. LVI, II. Abt., 1866.
34) Sobotta: Atlas und Lehrbuch der Histologie und mikroskop. Anatomie des Menschen. München 1911.
35) Tiedemann, F.: Anatomie und Naturgeschichte der Vögel. Heidelberg 1810 bzw. 1814.
36) Wiedersheim: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1909.

Erklärung der Tafelfiguren.

Tafel XVI.

Fig. 1. Querschnitt durch die Wandung des Lymphgefäßes vom 15 Tage 17 Stunden alten Embryo mit beginnender Mesenchymverdichtung. Vgr. 550.

Fig. 2. Querschnitt durch die Lymphgefäßwand des 18 Tage 17 Stunden alten Embryos mit charakterisch geformten Wucherungen der Verdichtungszone und schärferer Abgrenzung derselben gegen das Mesenchym der Umgebung (*U*).

L in das Lumen des Gefäßes austretender Lymphkern. Vgr. 550.

Fig. 3. Schnitt durch die Anlage eines 23 Tage 1 Stunde alten Embryos mit zunehmender bindegewebiger Faserung des Grundgewebes. Vgr. 550.

U Grenze zum Halszellgewebe.

H Hauptlymphraum.

Fig. 4. Schnitt durch die Anlage eines 27 Tage alten Embryos. Entstehung der Lymphfollikel durch lokalisierte Leukozyteninfiltration am Rande des Hauptlymphraumes *H*. Vgr. 550.

Tafel XVII.

Fig. 5. Partie aus dem Lymphknoten einer 24 Tage alten Ente. *L. S.* Lymphstrang, der sich in den Lymphfollikel *L. F.* fortsetzt. Im Follikel vereinzelte Lymphoblasten und in Teilung begriffene Kerne *K*. Vgr. 550.

Fig. 6. Grenzzone zwischen Lymphfollikel (*L. F.*) und jungem Keimzentrum (*K. C.*). 36 Tage alte Ente. Vgr. 550.

Fig. 7. Keimzentrum einer 57 tägigen Ente mit deutlicher bindegewebiger Abgrenzung und zirkulär verlaufender Kapillare. Vgr. 550.

Fig. 5. Grenzzone zwischen Keimzentrum und Follikel bei einem mehrjährigen Tier. Vgr. 550.

Fig. 9. Typisch gebauter Lymphknoten eines erwachsenen Tieres. Vgr. 60 fach.

Über die Variabilität des braunen Bärenspinners (Arctia caja L.)

und die Beziehungen desselben zu den ihm nächstverwandten Arctiiden — gleichzeitig ein Beitrag zur Deszendenztheorie.

Von

Kurt Smolian, Riga, Livland.

Mit Tafel XVIII—XXIII und 64 Figuren im Text.

Vorwort.

Im W.-S. 1910/11 erhielt ich durch das Entgegenkommen meines verehrten Lehrers, Prof. Dr. Plate, den Posten eines Assistenten am Phyletischen Museum, welches zu seiner baldigen Eröffnung vieler Arbeitskräfte bedurfte. Ich hatte vorwiegend mit der lepidopterologischen Abteilung zu tun, speziell mit der Ausnutzung der vortrefflichen, variantenreichen Pilzschen Paläarktensammlung. Daher erhielt ich auch das Thema vorliegender Arbeit zur Dissertation, allerdings in etwas weiterer Form.

Es gelang mir bald, Einblick in meine Arbeit zu gewinnen, zugleich aber auch zu erkennen, daß das mir vorliegende Material aus verschiedenen Gründen zur Ausarbeitung eines solchen Themas nicht genügte. Wieder war es mein geschätzter Lehrer, der mir durch Zuwendung eines Stipendiums der P. v. Ritterstiftung es ermöglichte, weiteres Material teils zu beschaffen, teils es persönlich aufzusuchen und durchzuarbeiten.

Von den Sammlungen, die ich durch sein Entgegenkommen besuchen konnte, nenne ich als erste die des Berliner Entomologischen Instituts. Hier war es vor allem Prof. Dr. Brauer und Prof. Dr. Karsch, die mir mit Rat und Tat zur Seite standen. Auch ihnen will ich meinen aufrichtigen Dank aussprechen. Ferner stellten mir, auf Empfehlung des Prof. Dr. M. Standfuss, Herr Fabrikant F. Philipps (Köln a. Rh.) und Herr Architekt M. Daub (Karlsruhe in Baden) ihre wertvollen Sammlungen zur Verfügung, trotzdem ich den Herren nicht immer gelegen kam. Für ihre überaus liebenswürdige Aufopferung seien sie meines aufrichtigen Dankes versichert. Vor allem aber verdanke ich die größte Anregung, den besten Rat und die zuvorkommendste Hilfe dem Altmeister der experimentellen Lepidopterologie Prof. M. Standfuss (Zürich), den persönlich auf-

zusuchen ich die Ehre hatte. Das Notwendigste an vorliegender Arbeit — die Erfahrung — danke ich ihm. Zudem war er der einzige, bei dem ich ein wohlgeordnetes Experimentenmaterial fand. Ihm und seinem lieben Herrn Sohn, Dr. R. Standfuss bin ich den herzlichsten, aufrichtigsten Dank schuldig. Vergessen will ich aber auch nicht Dr. M. Nassauer (Frankfurt a. M.), dessen Sammlung mir nur kurz zu sehen vergönnt war. Ferner sei auch gedacht derer, die mir sonst mit Rat und Tat geholfen, wie u. a. Dr. Harry Federley, Prof. J. Meisenheimer sowie cand. chem. Alfred Irschick, der mir sein Talent zur Verfügung stellte und mir die farbigen Abbildungen zu dieser Arbeit schuf. Allen diesen Herren sei nochmals mein herzlichster Dank zu teil. Auch dem Verlage und der lithographischen Anstalt möchte ich meinen herzlichsten Dank aussprechen, die es sich beide nicht haben sauer werden lassen, der Arbeit ein würdiges, vollendetes Aussehen zu geben.

Die Arbeit wurde aufgenommen und vollendet in Jena im Jahre 1911/12.

Einleitung.

Variabilität, Vererbung und Verwandtschaft — das sind wohl zurzeit die aktuellsten Probleme der modernen Biologie. Soweit wir aber auch die Entwicklung dieses Wissenszweiges zurückverfolgen können, finden wir in größerem oder geringerem Maße diese Fragen als Ursache lebhafter Untersuchung. Zunächst nur in Form einer künstlichen, willkürlichen Systematisierung, etwa wie bei Diogenes von Appolonia, der als erster die Vertebrata und Evertebrata unterschied (L. N. 39, p. 24). Mit Aristoteles, in seiner „Tiergeschichte", werden dann auch schon entwicklungsgeschichtliche Fragen aufgeworfen und damit auch solche über Variabilität, Vererbung und Verwandtschaft. Aber erst mit Linné beginnt die Erkenntnis sich Bahn zu brechen, daß eine künstliche Systematik durch ein natürliches System ersetzt werden muß. Ich verzichte hier weiter darauf einzugehen, wie dieses Ziel nun endlich erreicht wurde und wie obige Probleme allmählich zu begründeten, sicheren Lehrsätzen wurden. Mit Charles Darwin aber begann die Ära der experimentellen Untersuchungen dieser Probleme, wobei nicht mehr die Frage: ob diese drei Erscheinungen auftreten oder nicht, sondern das Warum und Wie in den Vordergrund traten. Bald stellte es sich heraus, daß zur

praktischen Forschung sich nur wenige Tierklassen eignen, und zwar nur solche mit großer und schnell sich entwickelnder Nachkommenschaft. Daher nun kommt es, daß vorwiegend an Lepidopteren oder anderen Arthropoden experimentelle Versuche zur Klärung obiger Fragen angestellt wurden (L. N. 100, p. 2).

Prof. Standfuss sagt darüber (L. N. 100, p. 2): „Die Lepidopteren eignen sich aus mehreren Gründen ganz besonders für dergleichen Studien: einmal kann das Material direkt der freien Natur entnommen und zudem von vielen Spezies in großer Menge erhalten werden. Dabei spielt sich die Entwicklung der Tiere häufig sehr schnell ab, bei vielen Arten, selbst in unseren Breiten, zweimal im Laufe eines Jahres, und endlich geben die verschiedenen Phasen der wechselvollen Metamorphose, zufolge ihres überwiegend höchst charakteristischen Gepräges, die Handhabe und Möglichkeit zu vielseitiger Beobachtung in biologischer, physiognomischer und physiologischer Hinsicht."

Auf die wesentlichen derartigen Versuche und die daraus resultierenden Schlüsse will ich, weil vorliegende Arbeit sich auf sie stützt, näher eingehen.

Hatten bis etwa 1894 die Lepidopterologen auch viele experimentelle Versuche angestellt, so hatten sie zur Klärung allgemein wissenschaftlicher Probleme wenig beigetragen. Es kam diesen — meist Liebhabern — mehr darauf an, ihre Sammlungen durch Raritäten zu bereichern, als die Gründe des Auftretens derselben und ihre Eigenschaften zu erforschen. Wohl erst durch den Altmeister der experimentellen Lepidopterologie, Professor M. Standfuss, wurde dieser Zweig der Naturwissenschaft, mit Einführung des systematischen Experiments, zu der Bedeutung erhoben, die sie heute unter den Biologen und Systematikern hat.

Standfuss sagt in seinem 1894 erschienenen Handbuch (L. N. 106) im Vorwort: „Das vorliegende Buch . . . . zeigt . . . . in seinen spekulativen Teilen, wie auf der Basis der Beobachtung dieser Tiergruppe in der freien Natur sowohl, als durch experimentelles Eingreifen in deren Entwicklung, Probleme, welche der gesamten wissenschaftlichen Zoologie vorliegen, ihrer Lösung entgegengeführt werden können." Und tatsächlich nach hier gegebenen Fingerzeigen hat die experimentelle Lepidopterologie unermeßlich viel zur Lösung von Variabilitäts-, Vererbungs- und Verwandtschaftsfragen beigetragen.

Professor P. Bachmetjew hat sich, wie bekannt, der großen Mühe unterzogen, die Resultate dieser Experimentalforschung

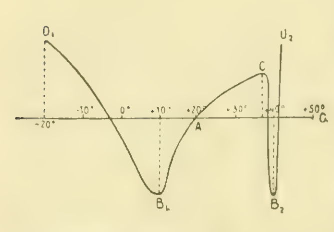
auf dem Gebiete der Lepidopterologie — die bis zum Jahre 1907 vorlagen — zu sammeln und aus ihnen möglichst sichere Schlüsse zu ziehen (L. N. 1, Teil II). Trotzdem obiger Gelehrte nur in knapper Form jeden Forscher berücksichtigte, ist ein mehr als stattlicher Band aus deren Zusammenstellung entstanden.

Leider sind es fast ausschließlich die Veränderungen der Farben und der Zeichnung der Flügel, die einer eingehenden Untersuchung seitens der bisherigen Forscher unterlagen, und auch in vorliegender Arbeit ist dieses vorwiegend der Fall. Über das Verhalten anderer Eigenschaften und Körperteile liegt nur eine sehr geringe Literatur vor, und komme ich auf diese erst in den betreffenden Kapiteln zu sprechen. Sehen wir uns nun die wesentlichsten Resultate der experimentellen Lepidopterologie an:

Da sind es vor allem folgende Gelehrte, die sich ein großes Verdienst um dieses Gebiet erworben haben: M. Standfuss, A. Weismann, F. Urech, E. Fischer, M. C. Piepers, Chr. Schröder, M. v. Linden und H. Federley.

Wie bekannt, sind die an Lepidopteren vorgenommenen Versuche einerseits eine Erprobung der Wirkung äußerer Einflüsse, wie vor allem Temperatur-, Licht-, Feuchtigkeits- und anderer Reize, andererseits eine Untersuchung innerer Einflüsse, wie Reize durch künstliche Kreuzungsexperimente. Da sich vorliegende Arbeit ausschließlich mit ersteren befaßt, will ich auch nur die dorthin gehörigen Theorien anführen.

Als Stützpunkt diene mir die Temperaturkurve E. Fischers (L. N. 22, Teil III). Fischer arbeitete vorzüglich mit Vanessen, die er Temperaturen in der Höhe von — 20° C bis + 45° C aussetzte. Er erhielt, indem er die Varianten sinngemäß gruppierte, etwa folgende Kurve:



A = normale Tiere.
B_1 und B_2 = heller als normal.
C = dunkler als normal, doch heller als D_1 und D_2.
D_1 und D_2 = viel dunkler als normal.

Diese Kurve kann, wie ich später ausführe, nur dann volle Gültigkeit haben, wenn wir die Varianten im ganzen betrachten, d. h. den allgemeinen Eindruck, den sie durch ihre Zeichnung und Färbung zugleich hinterlassen. Sie verliert ihren Wert, sobald wir ein einzelnes Merkmal allein ins Auge fassen. Wirkliche Gegner hat Fischer besonders dort gefunden, wo er diese, aus der Kurve ersichtliche gesetzliche Variabilität

zu erklären versuchte. Ich entnehme nun Bachmetjews Werke (L. N. 1, II, p. 825) eine Tabelle, in der die Ansichten der wichtigsten Forscher über die Wirkung der Temperatur auf das werdende Falterkleid (speziell Vanessen) dargestellt ist. Hauptsächlich differieren die Ansichten bei der Frage, ob Temperaturen direkt oder indirekt wirken und zwar bei welchem Reize direkt und bei welchem indirekt.

Wir ersehen, daß eine ziemliche Übereinstimmung aller Forscher nur für die C-Formen, als eine direkte Wirkungsresultante und für D_1- und D_2-Formen, als eine indirekte, stattfindet Ich lasse die Tabelle nun folgen, wobei das Zeichen (+) die entsprechende Bejahung des betreffenden Forschers bedeutet.

Abberative Formen resp. Temperatur-intervalle	Die Temperatur-wirkung	Weismann	Standfuss	Fischer	Piepers	v. Linden	Federley
D_2	direkte Wirkung					+	+
B_2			+		+	+	+
C		+	+	+		+	+
B_1			+			+	
D_1						+	+
D_2	indirekte Wirkung		+	+		+	+
B_2				+		+	+
C				+			+
B_1				+		+	+
D_1			+	+		+	+

Die weiteren Erklärungen der verschiedenen Forscher weichen oft wesentlich voneinander ab, und wir können da verschiedene Theorien unterscheiden.

A. Weismanns Reiztheorie (L. N. 1, II und L. N. 116 und 117). Die Temperatur ist im allgemeinen keine direkte Ursache der Formenbildung, sondern nur der Reiz. Ein Teil der Färbung kann auch als direkte Folge der Temperaturwirkung betrachtet werden. Der Atavismus tritt dabei nicht auf. Weismann sagt u. a. (L. N. 116): „Die meisten Einflüsse wirken nicht direkt, sondern rufen bloß eine Anpassung durch Selektion hervor.“ Auf Grund seiner Determinantenlehre sagt er ferner (L. N. 117): „Theoretisch werden wir diese merkwürdigen Aberrationen so zu verstehen haben, daß durch Kälte (und Wärme) die Determinanten der Flügelschuppen in der Flügelanlage der jungen Puppe verschieden beeinflußt werden, daß einige Arten

derselben gestärkt, andere erheblich geschwächt, gewissermaßen gelähmt werden und, daß auf diese Weise das eine Farbenfeld sich weiter ausbreitet auf dem Flügel als normalerweise, das andere weniger, während ein drittes ganz unterdrückt wird. Daß bei dieser Verschiebung des Gleichgewichtes zwischen den Determinanten vorwiegend ein phyletisch älteres Zeichnungsmuster herauskommt, läßt darauf schließen, daß im Keimplasma der modernen Vanessaarten noch mehr oder weniger Vorfahrendeterminanten neben den modernen erhalten sind."

„Durch direkte Einwirkung höherer Wärmegrade" — werden „die Qualität der ernährenden Säfte im Keimplasma und damit zugleich auch die Determinanten einer oder mehrerer Arten von Flügelschuppen gleichsinnig in allen Iden verändert . . . ." Und weiter „. . . die gewöhnlichen Schwankungen der Determinanten verstärken sich durch die verstärkten Schwankungen der intragerminalen Ernährungsströmungen . . . ."

(L. N. 116, p. 99) sagt er: Die Flügelfärbung variiert nicht nach dem Lamarkschen Prinzip, ebenso die Farben —, die niemals aktiv, sondern stets passiv wirken.

Ferner die F. Urechsche Oxydationstheorie (L. N. 112 und 113). Sie lautet: Bei Übergang von niederer zu höherer Temperatur sucht die Puppe den Wärmeverlust durch Oxydations- und die dabei erfolgenden chemischen Kondensationsvorgänge zu ersetzen. Pigment wird z. T. zu Wasser verbrannt und es entstehen kohlenstoffreiche chemische, meist dunkler gefärbte Körper. Daher tritt bei Kälte dunkleres Pigment auf. Bei Wärme wird die Oxydation verstärkt, und es entstehen daher aus nordischen, helleren Tieren bei erhöhter Temperatur, wie oben — dunklere Subspezies. Die durch die Temperaturexperimente hervorgerufenen Farbenänderungen sind — Kompensationserscheinungen.

Es folge nun die M. Standfusssche Theorie der individuellen Anomalien (L. N. I, II, p. 823). Frost und Hitze, sagt Standfuss, unterbrechen die Entwicklung, sie versetzen das Insekt in einen Zustand der Lethargie, sie wirken indirekt auf die Färbung. Mäßige Temperaturen (Kälte und Wärme) haben spezifisch entgegengesetzte Reizwirkung: sie können Rückschlagsformen erzeugen. Die Aberrationen sind individuelle Färbungsanomalien ohne atavistische Bedeutung.

Um diese summarischen Schlußfolgerungen hier verständlich zu machen, lasse ich Standfuss selbst das Wort ergreifen, er sagt u. a.:

Kälte und Wärme (L. N. 108, H. 1, p. 3). „Arten von nördlicher Herkunft, also Arten, die selbst samt der Überzahl ihrer Verwandten in nördlichen Erdgebieten wohnen und wohl auch daher stammen, ergaben bei Kälte regressive Formen, bei Wärme aber — progressive“ und die Südformen umgekehrt. „In den bisher experimentell untersuchten Fällen bedeutet dieses regressiv und progressiv folgendes“:

1. Es „werden durch die Versuche gewonnen Saisonformen, d. h. Formen gewisser Arten, deren Auftreten konstant an bestimmte Jahreszeiten geknüpft ist.

2. Konnten experimentell erzeugt werden Lokalformen, also Formen, welche sich als ständige Rassen in bestimmten Gegenden finden.

3. Umwandlungen bezüglich des sexuellen Färbungsdimorphismus . . . (zwar dürfte in dem vorliegenden Fall, wie dies überhaupt die Regel zu sein scheint, das männliche Individuum den erdgeschichtlich jüngeren, das weibliche hingegen den älteren Typus darstellen). Es wurde demnach in unserem Experiment der ältere weibliche Färbungstypus in den jüngeren männlichen übergeführt und das Männchen noch weiter progressiv entwickelt . . . .“

4. (L. N. 108, H. 2, p. 9.) Treten bei den Experimenten phylogenetische Formen im engeren Sinne auf . . . und zwar:

a) Formen, wie sie die Vorgeschichte der betreffenden Arten angehört haben dürften, also progressive Formen in eigentlichem Sinne. Sie kennzeichnen sich dadurch, daß sie eine Annäherung an andere, verwandte, einem vorauszusetzenden Grundtypus noch näherstehende Arten, darstellen . . . .

b) (p. 10) Formen, wie sie sich vielleicht in Zukunft, in weiterem Entwicklungsgange der Art einstellen werden. Es wären dieses sonach ausgesprochene progressive Formen. Sie kennzeichnen sich durch Entfernung vom Typus verwandter Arten und vom Gattungstypus in der Richtung nach einem weiter abgezweigten Sondertypus hin . . . .

5. In seltenen Ausnahmefällen endlich entstehen bei diesen Wärme- und Kälteexperimenten Aberrationen, d. h. Formen, welche . . . gelegentlich in der freien Natur, wenn auch als große Seltenheiten . . . auftreten . . . Diese Aberrationen stellten sich stets gerade dann ein, wenn bei den Wärme- und Kälteexperimenten die Einwirkung besonders extrem gestaltet wurde, d. h. bei Frost und Hitze (H. 11, p. 63.) „Danach ist es in hohem Grade wahr-

scheinlich, daß eine ganze Anzahl der sich in der freien Natur befindenden Aberrationen, dieser, in ihrer letzten Ursache bisher so außerordentlich unverständlichen und dunklen Erscheinungen, durch abnorme Temperaturverhältnisse entstehen, welche auf das Puppenstadium einwirken . . . .“

Hitze (+ 44° C) und Frost (— 12° C) (H. 11, p. 64). „So hohe Temperaturen wirken keineswegs durchweg beschleunigend, ... sondern vielfach die Entwicklung direkt unterbrechend und häufig auch noch über das Maß der Expositionszeit hinaus verlangsamend.“ (H. 2, p. 10.) „Es ist daher zunächst auf die Frage: „„Wie wirken diese Frost- und Hitzeexperimente?““ zu antworten: sie unterbrechen die Entwicklung, sie versetzen das Insekt in einen Zustand der Lethargie, während bei den als Kälte- und Wärmexperimenten bezeichneten Versuchen eine solche Unterbrechung nicht eintritt. Aber auch noch ein zweiter wichtiger Unterschied besteht zwischen diesen beiden Doppelexperimenten: Bei Kälte- und Wärmeversuchen erfolgte Umgestaltung des gesamten Materials und zwar bei verschiedenem Vorgehen in verschiedenem Sinne und Maße, indes bei gleichartiger Behandlung in gleicher, bestimmter Richtung und ohne besonders große Schwankungen von Individuum zu Individuum.“

„Niemals trat eine, durch das Kälteexperiment hervorgerufene spezifische Entwicklungsrichtung bei Wärmeeinwirkung in der gleichen Spezies auf. Niemals auch erfolgte das Umgekehrte. Es handelt sich offenbar um eine direkte Einwirkung.“

(H. 12, p. 68.) Frost und Hitze: „. . . . wirken nicht direkt, sondern indirekt; indem wahrscheinlich auf der Basis des von ihnen hervorgerufenen lethargischen Zustandes sich Vorgänge abspielen können, die eine Veränderung des Falters in eigentümlicher Richtung bedingen, und zwar ist für die Gestaltung dieser Entwicklungsrichtung annähernd gleichgültig, ob das lethargische Stadium durch Frost, durch Hitze, vielleicht auch noch durch andere störende Einflüsse provoziert wurde.“

„Die Abberrationen dürften danach 1. individuelle Färbungsanomalien in (. . . .) neuen Richtungen darstellen . . . . und 2. bewegen sich nicht in den Bahnen der normalen erdgeschichtlichen Entwicklung der Art.“

Weitere Details Standfussscher Arbeiten gebe ich, wo nötig, in folgendem an passender Stelle. Hier aber wenden wir uns der E. Fischerschen Hemmungstheorie zu (L. N. 32.).

Alle Formen (mit Ausnahme der C-Formen) werden nicht durch die spezifische Wirkung der Temperaturen, sondern nur durch die Entwicklungshemmung erzeugt. Spezifische Wirkung der Temperatur findet nur bei C-Formen statt. Alle Formen sind atavistische Formen (mit Ausnahme der C-Formen). FISCHER faßt als indirekte Wirkung der Temperatur nur den Rückschlag zur Stammform auf. Daher kann er eine direkte Wirkung nicht zulassen. Er steht somit in Widerspruch mit FEDERLEY und M. v. LINDEN.

Es folge nun: M. C. PIEPERS Korrelationstheorie (L. N. 1, II, p. 823.) Wärme und Kälte verhindern die Entwicklung den normalen Standpunkt in der Farbenevolution zu erreichen. Sie treten als Reize auf, die die Evolution weiter treiben. Die Farbenevolution kann durch klimatische Einflüsse beschleunigt oder verzögert werden.

CHR. SCHRÖDERS Wärmebindungstheorie. (L. N. 1. II, p. 823.) „B_1-, B_2-, D_1- und D_2-Formen stellen Reaktionen des Organismus dar, um die durch unternormale Temperaturen hervorgerufene Entwicklungsverlangsamung zu paralysieren. C-Formen sind einer höheren Temperatur eigen. Die Temperaturformen sind durch rückschlägige Zeichnungsanlagen charakterisiert, ohne daß sie deswegen stets die primäre Zeichnung überhaupt wiedergeben müssen.“

(L. N. 88.) Das Überhandnehmen des schwarzen Pigments stellt eine Reaktion des Organismus dar, um die Hemmung zu paralysieren.

(L. N. 85.) Das Pigment dient nur zur Wärmebindung (daher die Reaktionen in Temperaturexperimenten) und der Bildung von Schutzfarben. SCHRÖDER trennt die Licht- und Wärmewirkungen nicht, denn er sagt (L. N. 85). Absorbierte Lichtstrahlen erhöhen die Temperatur, und starke Wärmestrahlenaufnahme kann zu hellem Glühen führen.

H. FEDERLEYS Drucktheorie. (L. N. 16 u. 17, L. N. 1, II, p. 824.) „Mäßig erhöhte Temperaturen wirken direkt (Vergrößerung des Volumens der Körpersäfte und ihres Druckes) und indirekt (Anregung des Stoffwechsels). Mäßig erniedrigte Temperaturen rufen ähnliche Formen hervor, wobei als Ursache der gesteigerte Druck der Säfte zu betrachten ist. Hitze bewirkt einen lethargischen Zustand und die Stoffwechselstörung und tötet schließlich das Plasma. Der Frost bewirkt die Stoffwechselstörung und übt einen direkten Einfluß auf das Plasma der

Schuppenzellen aus. Die in extremen Temperaturen erhaltenen Aberrationen sind pathologische und keine atavistische Formen und sind einander ähnlich. Regressive und progressive Formen können nur im Sinne von Standfuss entstehen.

Bachmetjews Plasmatheorie. (L. N. 1, II, p. 851.) „Ein Faktor, welcher auf die Bewegung des Protoplasmas seinen Einfluß auszuüben imstande ist, wird auch aberrative Formen erzeugen können. . . . . Die Temperatur“ ist „einer dieser Faktoren. Wir kommen zum Schluß, daß die Ursache des Entstehens von aberrativen Formen nicht im Stoffwechsel zu suchen ist.“

„Der Organismus befindet sich bei optimaler Temperatur Z. . . . . Es entstehen normale Formen. Dabei muß der Begriff des Optimums als relativ aufgefaßt werden, denn das Optimum variiert nicht von Spezies zu Spezies, sondern ist auch verschieden für verschiedene Individuen einer und derselben Spezies, was durch die Akkomodation des Protoplasmas und ihrer verschiedener chemischer Zusammensetzung in verschiedenen Individuen zu erklären ist. Beim Steigen der Temperatur bewegt sich das Protoplasma rascher und es entstehen zuerst C-Formen, dann B_2-Formen, wobei das Protoplasma in gewissen Zellen bereits die vorübergehende Wärmestarre zu erleiden beginnt.“

Hiermit meine ich (K. S.) ließe sich erklären, warum verschiedene Zeichnungs- und Farbenelemente andere Variationsrichtungen einschlagen als die übrigen, und warum die Fischersche Kurve (vgl. p. 414) nur bedingte Richtigkeit hat. Bachmetjew sagt nun weiter (L. N. 1, II, p. 852.):

„Beim weiteren Steigen der Temperatur erhalten alle Zellen des Organismus die vorübergehende Wärmestarre, und es entstehen dabei D_2-Formen. Höchstwahrscheinlich tritt dabei die Flüssigkeit aus den Zellen heraus, da dieselben infolge der Ausdehnung des Protoplasmas sie nicht mehr beibehalten werden können.“

Man vergleiche hierzu Fig. 7 auf der Taf. XIX, wo dieses Pigmentaustreten bei hohen Temperaturen wohl die Ursache der abnormen Färbung der ganzen Flügelwurzelpartie war (vgl. näheres weiter unten).

„Die Farbstoffe werden in diesem Temperaturrayon von der Temperatur direkt beeinflußt. Diese Formen sind pathologische Erscheinungen, welche bei weiterem Erwärmen die permanente Wärmestarre erhalten und schließlich infolge der

Gerinnung der Eiweißstoffe sterben. Beim Abkühlen bewegt sich das Protoplasma langsamer; wobei zuerst die B_1-Formen entstehen werden. An der unteren Temperaturgrenze für das Entstehen dieser Formen erleiden alle Zellen des Organismus die vorübergehende Kältestarre, wobei bei weiterem Abkühlen die Säfte aus den Zellen heraustreten werden . . ., da die Säfte bei ca. 0^0 ihr Dichtemaximum haben werden und folglich, bei noch tieferer Temperatur sich wieder ausdehnen werden . . . Wo die Säfte zu gefrieren beginnen . . und auch etwas früher, entstehen die D_1-Formen, welche demgemäß auch als pathologische Erscheinungen zu betrachten sind. Sie unterscheiden sich im biologischen Sinne von den D_2-Formen dadurch, daß während D_2-Formen bei noch höheren Temperaturen, infolge des Gerinnens des Protoplasmas, sterben, die D_1-Formen bei noch tieferen Temperaturen zuerst in anabiotischen Zustand geraten und schließlich die permanente Kältestarre erleiden, infolge derer sie aber nicht sterben, sondern, wenn man sie nicht wieder erwärmen würde, in diesem Zustande beliebig lange Zeit verbleiben können. Nicht das Gefrieren tötet die Pflanzenzellen, sagt SACHS[1]), sondern die Art und Weise wie sie aufgetaut werden."

Über den Einfluß der Feuchtigkeit haben eben diese hier angeführten Forscher und noch andere (FRINGS L. N. 27 bis 33, PICTET L. N. 75, 76, KATHARINER usw.) mehrere Theorien aufgestellt, die BACHMETJEW etwa wie folgt zusammenfaßt: „Die direkte Wirkung kann darin bestehen, daß . . . die Nässe die Puppenhülle durchdringt und . . . die Insektensäfte verdünnt. Die indirekte Wirkung ist: es kann die Feuchtigkeit . . . den Zutritt des Sauerstoffs zum Puppenorganismus verhindern und dadurch die Ausbildung der normalen Pigmente hemmen. Zweitens kann die Feuchtigkeit die Starre des Protoplasmas verursachen . . . ."

Auf den Einfluß des Lichtes, der Elektrizität, der Nahrung und chemischer Stoffe verzichte ich hier in der Einleitung einzugehen und berühre die verschiedenen Theorien einzelner Forscher in den betreffenden Kapiteln, wenn es sich als nötig erweist.

---

1) SACHS, JULIUS v. Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie, Bd. I. Leipzig 1892.

Kapitel I.

Material und Methode.

Zunächst ein paar Worte über das mir vorliegende Material: Im Phyletischen Museum stand mir die reiche PILZsche Paläarktensammlung zur Verfügung, die ca. 2000 Stück Lepidopteren, allein aus der Arktiidengruppe enthielt, sowie die an Paläarkten weit ärmere Sammlung KOCH. 254 Stück Arctia caja L.-Tiere bildeten den Ausgangspunkt meiner Studien, doch mußte ich mich bald überzeugen, daß, wollte ich nicht zu falschen Schlüssen kommen, dieses Material zu gering an Zahl war. Wenngleich die PILZschen Arktiiden und speziell A. caja sehr vielgestaltig waren, d. h. reich an Varianten und Aberrationen, so fehlten ihnen doch alle Angaben über Zucht und Fang, Ort und Zeit der Herkunft, ein speziell für meine Arbeit recht empfindlicher Mangel. Durch freundlichste Vermittlung meines verehrten Lehrers, des Herrn Prof. LUDW. PLATE und durch das überaus liebenswürdige Entgegenkommen des Herrn Prof. MAX STANDFUSS, gelang es mir, eine Reihe weiterer Sammlungen dieser Arbeit nutzbar zu machen.

So studierte ich die Sammlung des Berliner Zoologischen Instituts, die ca. 500 Arktiiden, darunter 85 Arctia caja enthielt; ferner die des Herrn Fabrikanten FRANZ PHILIPPS mit 305 A. caja, die besonders reich an Aberranten und Mutanten war; sodann die große, an typischen Stücken reiche Kollektion des Herrn Architekten MARTIN DAUB mit 355 A. caja und last not least die kleine aber durch Temperaturtiere besonders hervorragende Sammlung des Herrn Prof. STANDFUSS am Züricher Entomologischen Institut. Leider nur ganz oberflächlich konnte ich mir die schöne Arktiidensammlung des Herrn Dr. MAX NASSAUER ansehen, meine Zeit erlaubte mir nicht mehr, auch hier gründlich vorzugehen. Rechne ich nun noch 181 A. caja-Tiere hinzu, die ich selbst erzog, so beläuft sich das gesamte, dieser Arbeit zugrunde liegende Material auf:

	1260	Arctia	caja L.,
ca.	90	„	flavia. Fuessl,
ca.	200	„	villica L.,
ca.	40	„	villica var. Konevkai Frr.,
ca.	100	„	fasciata. Esp. und
ca.	2500	„	diverser anderer Spezies.

Insgesamt also nahezu 4000 Arktiiden wurden durchgesehen und davon ca. 1500 aufs eingehenste untersucht.

Die mikroskopischen Befunde konnte ich aus begreiflichen Gründen nur den Tieren meiner eigenen Zucht entnehmen und einigen wenigen, mir von oben genannten Herren liebenswürdigster Weise zu dem Zweck überlassenen.

Zunächst suchte ich mir einen Ausgangspunkt für folgende Studien. Ich wählte nach einiger Überlegung die Spezies A. caja L. dazu. Einesteils weil diese, ihrer Häufigkeit wegen am leichtesten zu beschaffen war, zum andern weil sie, wenigstens auf den ersten Blick, die größte Variationsbreite und Vielseitigkeit zu haben schien.

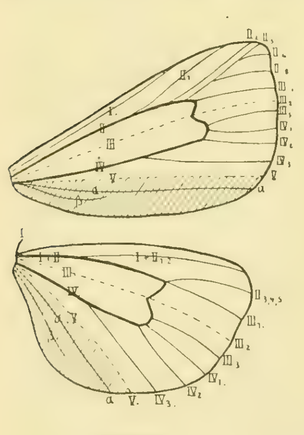
Aber auch zum Vergleich einzelner Teile des Individuums mit den entsprechenden Varianten oder gar einer anderen Art, mußte ich mir einen Maßstab schaffen, und zwar möglichst aus dem als Ausgangspunkt dienenden Tier der A. caja heraus. Dieses bot wegen der enormen Vielgestaltigkeit der Art sehr große Schwierigkeiten, und muß ich ohne weiteres zugeben, daß eine Einteilung wie die folgende, weil rein mechanisch, ihre Mängel hat. Ich durfte mich dabei auch nicht zu sehr in Kleinlichkeiten verlieren: denn wollte ich jeder kleinsten Abweichung im Habitus des Individuums gerecht werden, so wäre eine Zusammenfassung überhaupt nicht möglich; von allen 1260 A. caja. L., die mir vorlagen, gleicht kein Individuum dem anderen aufs Haar. Es mußten deshalb unwesentliche Teile des Tieres mehr oder weniger unberücksichtigt bleiben, um auf Grund der wesentlichen eine Klassifikation, zwecks erleichterten Vergleichs durchzuführen. Nun aber ergab sich die Schwierigkeit, Wesentliches vom Unwesentlichen zu unterscheiden. Doch hoffe ich auch diese Frage zweckentsprechend gelöst zu haben.

Einmal A. caja. L. als Muster gewählt, mußte ich diese Spezies erstens gegen alle anderen Arktiiden abgrenzen und zweitens innerhalb dieser Spezies einen festen Anhalt finden, auf welchen ich bei der Beurteilung der Variabilität zurückgreifen konnte. Als solche fast konstante Teile des Tieres nahm ich nach A. Spuler (L. N. 96) das Geäder an und nach C. Jordan (L. N. 45) den chitinösen Teil des Kopulationsapparates. Eine Variation des ersteren — innerhalb einer Spezies — konnte ich bei meinem Material nur bei gleichzeitiger pathologischer Deformation der Flügelform entdecken, und diente es mir daher als sozusagen fester Punkt, um nach ihm die unbestimmten Ver

änderungen der Flügelzeichnung zu bestimmen. Der Kopulationsapparat dagegen diente mir mit dem Geäder zusammen als Merkmal zur Trennung der Arten.

Nun mußte ich mich aber fragen, ob nicht die Zeichnung in irgendeiner Weise mit dem Geäder in Korrelation steht und fand auch bald, daß dem so ist, wenngleich auch in eingeschränktem Maße. Ich fand nämlich, gleich anderen Autoren, daß Zeichnungselemente sich vorwiegend an Adern auflösen oder bilden, oder auch an bestimmten Stellen zwischen denselben. Auf nähere Details komme ich erst weiter unten. Hier will ich nur sagen, daß ich darauf meine mechanische Klassifikation gründe.

Vorerst einige Worte über die hier von mir angewandte Nomenklatur: Im Verlaufe meiner Arbeit bediene ich mich außer meiner eigenen Bezeichnungsweise für einige Merkmale auch solcher, die bereits von früheren Autoren eingeführt wurden. So richte ich mich bei Nennung einzelner Adern des Geäders nach A. Spuler (L. N. 96) und möge beistehende Textfig. 1 zur Orientierung dienen.

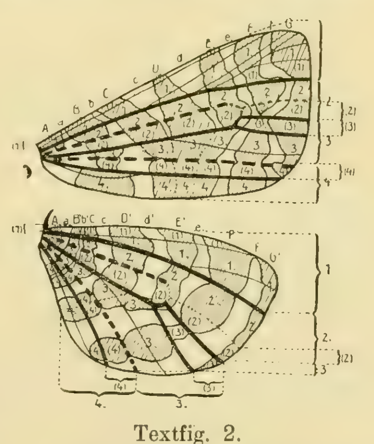


Textfig. 1.
Zeichenerklärung:
▢ = Faltenteil der Flügel.

Es ist diese Bezeichnung diejenige, die beim Vergleich verschiedener Geäder am raschesten und leichtesten die Zugehörigkeit eines Aderzweiges zu seinem Stamm finden läßt und am besten für jedes beliebige Geäder paßt, während die Th. Eimersche Nomenklatur (L. N. 10, Bd. I) komplizierter ist. Ebenso abstrahiere ich, zunächst von der Eimerschen Bezeichnungsweise der Binden, die seiner „Elf-Bindentheorie“ entspringt (auf die ich später zurückkomme) und bezeichne die Binden einfach der Reihe nach mit lateinischen Buchstaben. Mit Eimer bezeichne ich die auf den Hauptadern senkrecht stehenden Binden (L. N. 10, Bd. II) als Längsbinden und die parallel zu den Adern verlaufenden als Querbinden. Ferner die bei den Arktiiden helleren Binden als Grundfarbenbinden, da sie meiner Auffassung nach (wie ich später ausführe) die ursprünglicheren sind und — die dunkleren nenne ich Zeichnungsbinden (oder -bänder).

Ich bezeichne bei A. caja L. die Zeichnungsbänder (Z) von der Flügelwurzel bis zum Außensaum mit A, B, C . . . . usw., die der Grundfarbenbänder (G) mit dem kleinen Buchstaben, der zunächst wurzelwärts liegenden Zeichnungsbinde d. h.: a, b, c . . . . usw. Die Binden der Hinterflügel (H) unterscheide ich von denen der Vorderflügel (V) durch ein Apostroph (bei H) also: A', B' C' . . . . a', b', c' . . . . usw.

Um die Varianten in einiger Übersicht ordnen zu können, mußte ich auch jedes Zeichnungsband in seinen einzelnen Teilen benennen und tat dies davon ausgehend, daß die Bänder, wenn sie auf Adern stoßen, sich entweder verschmälern oder (seltener) verbreitern. An einzelnen Hauptadern geschieht dieses in besonderer Häufigkeit. Es sind das die, die ich in Textfig. 2 stärker hervortreten lasse: d. h. Ader II bis zur Diskoidalquerader, Ader III und deren Zweige III_1, III_2 und III_3, Ader IV mit ihrem Ast IV_2, ferner besonders, die zur Falte zurückgebildete Ader V und endlich Ader VI. An diesen Adern zerlege ich auf den Vorderflügeln wie auch auf den Hinterflügeln die Längszeichnungsbinden in einzelne Abschnitte, zwar etwas willkürlich, aber wie man später sehen wird, mit Vorbedacht. Die einzelnen so erhaltenen Teile bezeichne ich mit arabischen Ziffern, die ich der Bandzeichnung als Indices beifüge z. B. A_2, B'_4 usw. Bandteile die seltener schwinden, oder wenn sie es tun, oft nur in Verbindung mit darüber- oder darunterliegenden Teilen, erhalten die Ziffer dieser letzteren, die jedoch eingeklammert wird. Es zerfällt auf diese Weise jedes Band auf je einem Flügel in vier Hauptteile, resp. mit 1—4 Nebenteilen: (1), (2), (3), (4). Auf diese Weise kann ich jeden Fleck mit zwei kurzen Zeichen präzisieren. Textfigur 2 mag dieses anschaulicher machen.



Textfig. 2.
Zeichenerklärung:
▬ = für die Unterbrechungen der Bänder wesentliche Adern.

Ich schreite nun zur Darlegung meiner obenerwähnten mechanischen Klassifikation: Um die Fülle und Mannigfaltigkeit des mir zur Disposition stehenden Materials zu überblicken und zu ordnen, ohne in Kleinlichkeit zu verfallen, teile ich dasselbe

in einzelne Gruppen nach verschiedenen Gesichtspunkten. Schon auf den ersten Blick sah ich, daß A. caja L. der Zeichnung nach sich nicht in eine kontinuierliche Reihe (wenn auch mit Nebenästen) gruppieren ließ, und mußte ich deshalb darauf verzichten, von einem Gesichtspunkte aus allein das reiche Material zu sondern. Ich wählte vielmehr noch einen zweiten, und späterhin noch einen dritten. Ich erhielt auf diese Weise zwar 588 Gruppen, die aber tabellarisch angeordnet (vgl. die Tafeln) die Übersichtlichkeit nicht störten, da ich eine Formel für jede Gruppe fand, die zugleich den Zusammenhang der Gruppen untereinander, wie das annähernd genaue Bild des einzelnen Tieres angab. Leider ließ sich mein System nicht für Vorder- und Hinterflügel, Ober- und Unterseite zugleich anwenden; es hätte dann eine Komplikation gemacht werden müssen, die der Übersichtlichkeit ermangelt hätte. Deshalb klassifizierte ich Vorder- und Hinterflügel einzeln, aber in analoger Weise und ließ von einer Klassifikation der Unterseite der Flügel ab, weshalb ich von dieser nur Allgemeines mitteilen werde.

Zum vollen Verständnis vorliegender Arbeit ist es nötig, daß man sich die folgende Einteilung und Bezeichnung derselben genau merke, denn ich muß, soll die Arbeit nicht einen riesigen, unnützen Umfang annehmen, mich der hier niedergeschriebenen Formeln bedienen.

Zunächst suchte ich mir ein Merkmal aus dem gesamten Material heraus, welches mir gestattete, letzteres in wenige, große, voneinander deutlich verschiedene Gruppen zu zerlegen und dabei so, daß Zeichnungsteile, die späterhin unberücksichtigt blieben, hierbei wenigstens in ihrer Variabilität angedeutet wurden. Dieses Merkmal fand ich im gegenseitigen Verhältnis der Grundfarben- und Zeichnungsbinden. Es ist klar, daß, wenn zwei nebeneinander liegende Zeichnungsbänder in gleicher Höhe, etwa an einer Ader, sich seitlich zu verbreiten beginnen, sie schließlich an der Stelle, wo sie zusammentreffen, das dazwischen liegende Grundfarbenband unterbrechen. Dieses geschieht recht häufig und zwar meist an ganz bestimmten Stellen. Tritt so eine Unterbrechung bei einem Grundfarbenbande (*Grf.*) nicht ein, so nenne ich dieses Grundfarbenband — ein durchlaufendes. Wir haben, ohne uns zunächst auf phylogenetische Erwägungen einzulassen, am A. caja-Flügel sieben Zeichnungsbänder (A—G bezeichnet) und sechs Grundfarbenbänder (a—f). Die Anzahl und die Lage der durchlaufenden Grundfarbenbänder diente mir als Merkmal

der ersten schematischen Sonderung und zwar, wie man aus den Textfigg. 3 und 4 ersieht, wie folgt:

Zunächst bei den Vorderflügeln:

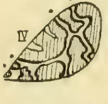
a) Gibt es kein vollkommen durchlaufendes Farbenband, so bezeichne ich einen solchen Vorderflügel mit 0.

b) Gibt es ein durchlaufendes Band, so wird der Flügel mit I bezeichnet.

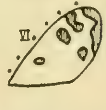
c) Jedes dazukommende durchlaufende Grundfarbenband erhöht um I die Ziffer der Flügelbezeichnung. Sind also alle Grundfarbenbänder vorhanden, so heißt der Flügel VI.

Nun mußte ich auch die Lage des durchlaufenden Grundbandes bestimmen, denn nur dadurch konnte ich, die in der späteren Klassifikation unberücksichtigten Zeichnungsbänder *A*, *F* und *G* ein wenig fixieren. Theoretisch gäbe es nun z. B. bei einem Vorderflügel der Klasse I — sechs Möglichkeiten der Lage des Grundfarbenbandes. In der Praxis treten jedoch nur zwei Fälle auf: erstens das Band liegt zwischen Zeichnungsband *B* und *C*, d. h. es ist das Grundfarbenband *b*, oder es ist das zwischen *A* und *B* liegende Band *a*. Analog verhalten sich die Gruppen II—VI. Ausnahmen sind so selten (25 ‰), daß ich sie nicht berücksichtigte. Die Lage der Bänder unterscheide ich nun durch eine größere oder kleinere Anzahl Apostropha bei der Gruppenbezeichnung. Die Textfig. 3 möge die einzelnen









Textfig. 3. 1. Schematische Sonderung der Vorderflügel nach der Zahl der durchlaufenden Grundfarbenbänder [weiß-braungelb] der Zeichnung bei Arctia caja L.

Zeichenerklärung:

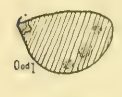
• = Angabe der durchlaufenden Grundfarbenbänder. NB. Der Anzahl dieser Punkte in einer Figur, entspricht die römische Bezeichnungszahl. Die Indices dieser Zahlen dienen zur Unterscheidung der differenten Lage der durchlaufenden Grundbänder.

= Umrandung der betreffenden Grundbänder

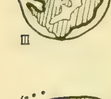
Möglichkeiten darstellen — es wäre zwecklos im Text eine detaillierte Erläuterung zu geben.

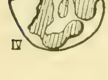
Ganz analog ordnete ich die Tiere auf Grund durchlaufender Grundfarbenbänder der Hinterflügel, wobei ich aber Gruppe 0 und I zusammenzog, da I zu selten auftritt. Textfig. 4 möge zur Orientierung dienen.

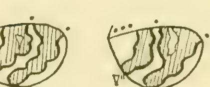
Der zweite Gesichtspunkt, nach welchem ich die Einteilung des gesamten Materials vornahm, ist wesentlich enger gefaßt, denn er bezieht sich auf nur einen kleinen Teil der Zeichnung, welchen man in den Vorderflügeln als *W*-Zeichnung bezeichnen kann. Für diese wählte ich die Bänder *C*, *D*, *E*; für die Hinterflügel das Band *F*.



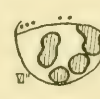












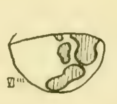




Fig. 4. 1. Schematische Sonderung der Hinterflügel nach der Zahl der durchlaufenden Grundfarbenbänder [gelb-blaurot] der Zeichnung bei Arctia caja L.

Zeichenerklärung:

•• = Angabe der durchlaufenden Grundbänder. NB. Der Anzahl dieser Punkte in einer Figur entspricht die römische Bezeichnungszahl. Die Indices dieser Zahlen dienen zur Unterscheidung der differenten Lage der durchlaufenden Grundbänder.

= Umrandung der betreffenden Grundbänder.

Die gegenseitige Lage: Verschmelzung und Trennung derselben und ihr Fehlen oder Vorhandensein dient mir als Richtschnur. Zunächst die Vorderflügel: Die Bandteile C_4, D_4 und E_4 sind fast immer seitlich miteinander verschmolzen, desgleichen die Bänder *D* und *E* bei D_3 und E_3. Ich nehme deshalb zunächst dieses als selbstverständlich an und deute die sehr seltenen Ausnahmen erst in der dritten Klassifikation an. Die Bänder *C*, *D*, *E* sind an Ader V entweder quer durchgeschnürt oder bei $D_{3,4}$ und $E_{3,4}$ zusammenhängend. Darauf, und ob das Band *C* bei C_3 mit D_3 quer verschmilzt oder nicht, Bedacht nehmend, erhalte ich drei Gruppen, welche ich mit α, β und γ bezeichne. Es ist somit für die Vorderflügel:

$\alpha =$ der Fall, wo C_3 und D_4 nicht verschmolzen und ebensowenig C_3, D_3, E_3 mit C_4, D_4, E_4;

$\beta =$ der Fall, wo C_3 mit D_3 verschmilzt, aber die Trennung an der Ader V noch bestehen bleibt;

γ = der Fall, wo sowohl C_3 mit D_3 als auch C_3, D_3, E_3 mit C_4, D_4, E_4 oder mindestens mit E_4 (resp. D_4, E_4) verschmilzt.

Für die Hinterflügel achtete ich darauf, eine ähnliche kurze Form zu finden, und fand sie auch so, daß ich das Band F' auf seine Ausdehnung zum Vorderrand hin beobachtete. Dabei erhielt ich wieder drei Gruppen:

α' = der Fall, wo F'_1 und $F'_{(2)}$ fehlen.

β' = der Fall, wo nur $F'_{(2)}$ fehlt.

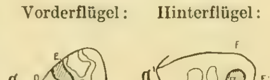
γ' = der Fall, wo das ganze Band F' von F'_1 bis F'_2 durchlaufend ist. Die Textfig. 5 möge auch hier zur weiteren Klärung dienen.

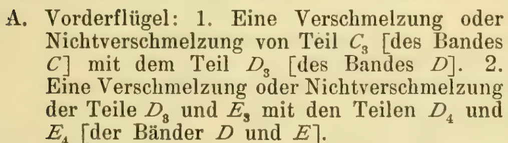
NB. Hier achte ich bloß auf die Zeichnungs- nicht auf die Grundfarbenbänder.

Ich wählte für diese Einteilung mit Absicht die erwähnten Zeichnungsteile und keine anderen, weil sie keine allzugroße prinzipielle Variabilität aufweisen, während andere Zeichnungsteile entweder derart variieren, daß sich eine prinzipielle Fassung nicht ermöglichen läßt oder sie sind fast ganz konstant, so daß ich keine praktische Gruppierung hätte durchführen können. Durch Vereinigung der I. und II. Klassifikation erzielte ich für die Vorderflügel 42, für die Hinterflügel 30 Gruppen, die aber noch zu groß waren, zu verschiedene Aberranten enthielten, wodurch immer

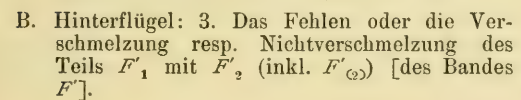
Textfig. 5. 2. Schematische Sonderung der Flügel von Arctia caja L. nach drei Gesichtspunkten [α, β, γ] in bezug auf Zeichnungselemente, die allen von mir untersuchten Tieren im wesentlichen mehr oder minder gemeinsam sind. Es handelt sich darum, ob gewisse Bandelemente vorhanden sind oder fehlen; und im ersten Falle, ob sie dann mit anderen verschmelzen oder nicht. Wir beobachten daher, in bezug auf die

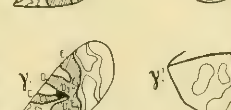
Vorderflügel: Hinterflügel:




A. Vorderflügel: 1. Eine Verschmelzung oder Nichtverschmelzung von Teil C_3 [des Bandes C] mit dem Teil D_3 [des Bandes D]. 2. Eine Verschmelzung oder Nichtverschmelzung der Teile D_3 und E_3 mit den Teilen D_4 und E_4 [der Bänder D und E].




B. Hinterflügel: 3. Das Fehlen oder die Verschmelzung resp. Nichtverschmelzung des Teils F'_1 mit F'_2 (inkl. $F'_{(2)}$) [des Bandes F'].



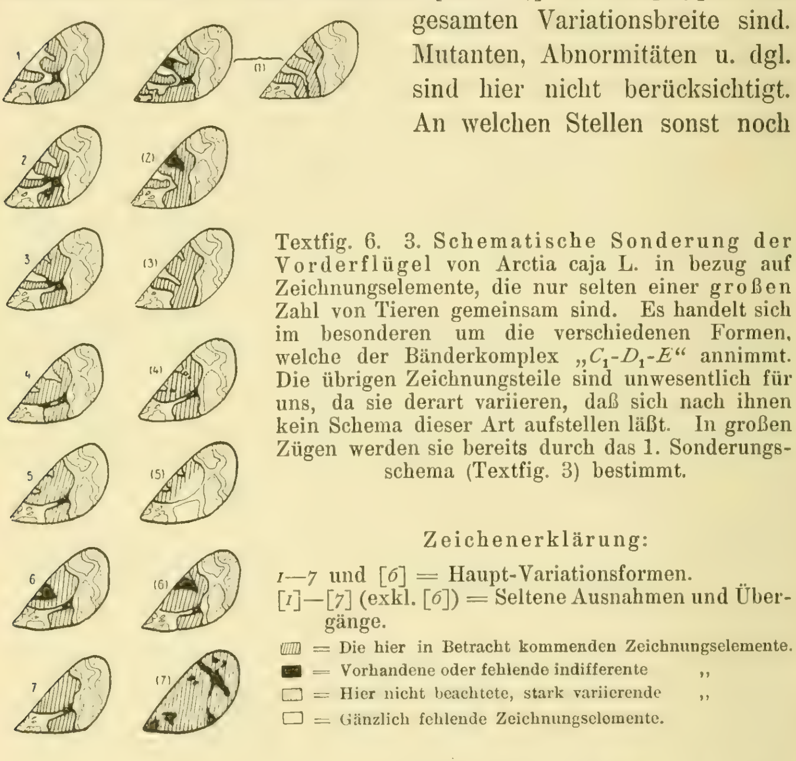
Zeichenerklärung:

▨ = Die hier in Betracht kommenden Zeichnungselemente.

■ = Zeichnungselement, welches meist fehlt und hier (γ) indifferent ist.

□ = Nicht in Betracht kommende Zeichnungselemente.

noch die Übersichtlichkeit litt. Ich mußte deshalb noch eine dritte Art der Klassifikation vornehmen, die auf den Textfigg. 6 und 7 dargestellt ist. Die Figuren dieser Tafeln erklären diese detaillierte Einteilung besser als der Text es könnte, und will ich deshalb auf letzteren verzichten. Bemerken will ich nur, daß die in Klammern angeführten Figuren [mit Ausnahme von (6)] seltenere Varianten und die ohne Klammern [inkl. (6)] die Haupttypen der gesamten Variationsbreite sind. Mutanten, Abnormitäten u. dgl. sind hier nicht berücksichtigt. An welchen Stellen sonst noch Verschmelzungen auftreten, zeigt die Textfig. 8. Näheres darüber soll erst später gesagt werden.



Textfig. 6. 3. Schematische Sonderung der Vorderflügel von Arctia caja L. in bezug auf Zeichnungselemente, die nur selten einer großen Zahl von Tieren gemeinsam sind. Es handelt sich im besonderen um die verschiedenen Formen, welche der Bänderkomplex „C_1-D_1-E“ annimmt. Die übrigen Zeichnungsteile sind unwesentlich für uns, da sie derart variieren, daß sich nach ihnen kein Schema dieser Art aufstellen läßt. In großen Zügen werden sie bereits durch das 1. Sonderungsschema (Textfig. 3) bestimmt.

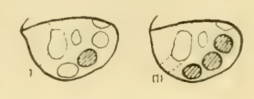
Zeichenerklärung:

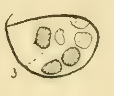
1—*7* und [*6*] = Haupt-Variationsformen.
[*1*]—[*7*] (exkl. [*6*]) = Seltene Ausnahmen und Übergänge.
▥ = Die hier in Betracht kommenden Zeichnungselemente.
■ = Vorhandene oder fehlende indifferente ,,
▭ = Hier nicht beachtete, stark variierende ,,
▭ = Gänzlich fehlende Zeichnungselemente.

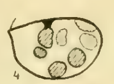
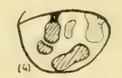
Von einer Einteilung der Falter nach der Zeichnung der Flügelunterseite sah ich ab. Im wesentlichen lassen sich die Variationen dieser Zeichnung auf die der Oberseite zurückführen. Auch darüber habe ich später noch zu sprechen.

Doch von anderen Gesichtspunkten aus mußte ich noch die Variabilität des ganzen Faltermaterials beachten, insbesondere die der Färbung. Zu diesem Zwecke faßte ich die hauptsächlichsten Färbungsvarianten in 8 Figuren (auf Taf. XVIII) zusammen, indem ich die T ö n e einzelner Zeichnungsteile diverser Tiere schematisch

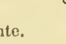
in je ein normal gezeichnetes Tier eintrug und so acht von ganz hell- bis ganz dunkelgefärbte Tiere, allerdings konstruierte, erhielt. Für jede einzelne Farbe erhielt ich dadurch eine feste Nuancenskala, welche ich benannte und so alle Tiere miteinander vergleichen konnte.








Textfig. 7. 3. Schematische Sonderung der Hinterflügel von Arctia caja L in bezug auf Zeichnungselemente, die nur selten einer großen Zahl von Tieren gemeinsam sind. Es handelt sich im besonderen um die verschiedenen Formen, welche der Bänderkomplex „D'_1-E'_1-F'“ annimmt. Die übrigen Zeichnungsteile sind unwesentlich für uns, da sie derart variieren, daß sich nach ihnen kein Schema dieser Art aufstellen läßt. In großen Zügen werden sie bereits durch das 1. und 2. Sonderungsschema (Textfig. 4 und 5) bestimmt.

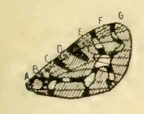
Zeichenerklärung:

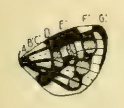
1—*7* = Haupt-Variationsformen.

[*1*]—[*7*] = Seltenere Ausnahmen und Übergänge.

▨ = Die hier in Betracht kommenden Zeichnungselemente.
■ = Vorhandene oder fehlende indifferente „
▤ = Hier nicht beachtete, stark variierende „
□ = Gänzlich fehlende Zeichnungselemente.

Vorderflügel





Hinterflügel

Textfig. 8. Summarische, schematische Darstellung aller verbindenden Brücken, die zwischen den Adern, oder auf denselben von einem Zeichnungsbande zum anderen führen. Diese Brücken unterbrechen den Fortlauf der Grundfarbenstreifen und sind daher im allgemeinen wesentlich für unsere erste Gruppierung der Varianten. Ihre spezielle Lage wird aber nur bei den Grundbändern *a*, *c* und *d* berücksichtigt. Während die Brücken auf der Oberseite der Vorderflügel oft vertreten sind, fehlen sie oder beginnen auf der Unterseite zu schwinden. Umgekehrt verhalten sie sich auf dem Hinterflügel.

Zeichenerklärung:
■ = Die häufigsten Querzeichnungen = Brücken.

Zunächst betrachten wir nun die Skala der Vorderflügelgrundfarben auf Taf. XIX: (Am Schlusse der Arbeit.)

Fig. 1 haben wir dafür die Bezeichnung *p*, d. h. pigmentarm. weiß, stark transparent, oft wie ausgeblichen;

Fig. 2 setzte ich *w* = weiß ohne gelb;

Fig. 3 *wg* = weißgelb d. h. weiß mit wenig gelb;

Fig. 4 c = crême d. h. gelb mit viel weiß;
Fig. 5, 6 und 7 $-g$ = hellgelb ohne deckendes Weiß;
Fig. 8 $+g$ = dunkelgelb bis braungelb.

Sodann die Vorderflügelzeichnungsfarben:
Fig. 1 W = weißlich überstäubtes, ganz helles Braun, wie etwa Milch mit wenig Kaffee;
Fig. 2 M = milchkaffeefarben;
Fig. 3 und 4 H = hellbraun, wie z. B. Schokolade;
Fig. 5 und 6 B = braun;
Fig. 7 und 8 D = dunkelbraun bis tiefschwarzbraun.

Es folgt die Hinterflügelgrundfarbe:
Fig. 1 $-h$ = ganz hell weißgelb;
Fig. 2 h = hellgelb;
Fig. 3 $+h$ = hellgelb mit etwas rotbrauner Verdunklung;
Fig. 4 $-z$ = hellzinnoberrot;
Fig. 5 z = reines Zinnoberrot;
Fig. 6 $+z$ = dunkelzinnoberrot mit wenig blaurot;
Fig. 7 $-d$ = helles Rot mit Stich ins blaurot;
Fig. 8 $+d$ = dunkelrot bis bläulichrot.

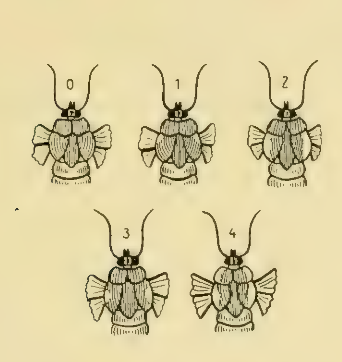
Endlich noch die Hinterflügelzeichnungsfarbe:
Fig. 1 s = schwarz bis grauschwarz;
Fig. 2 bw = schwarz mit wenig Blauschiller;
Fig. 3—6 bs = stärkerer Blauschiller;
Fig. 7 und 8 b = reiner Blauschiller.

Die Blauschiller sind oft von mehr oder weniger Gelb eingerandet und daher unterscheide ich:
Fig. 1—3 or = ohne Rand;
Fig. —4—6—r = wenig Rand;
Fig. 7 und 8 $+r$ = breiter gelber Rand.

Außer diesen Farbenunterscheidungen zeigt die Taf. XVIII noch andere Merkmale wie folgt:
Fig. 1 und 2 Behaarung sehr dünn = —;
Fig. 3—6 Behaarung mittelmäßig = 1;
Fig. 7 und 8 Behaarung stark = +.

Desgleichen unterscheide ich die Form und Größe des weißen Schulterblattes, wie die Textfig. 9 erläutern möge auf fünffache Art. Textfig. 10 dagegen gibt wieder eine Einteilung der Zeichnung des Abdomens, wobei die eingeklammerten Zahlen Fälle darstellen, wo einzelne Flecke nur angedeutet sind. Die Textfiguren selbst dienen zur Erläuterung.

Bei der Größenangabe der Falter rechne ich die Entfernung von der Thoraxmitte, etwa von der Stelle, wo die Nadel eingeführt wird, bis zur äußersten, vorderen Vorderflügelspitze $= x$ in Millimetern. Dieses Maß macht mich fast unabhängig von der Spannweise d. h. der Lage der Flügel (vgl. Textfig. 11).



Textfig. 9. Schematische Sonderung der Schulterblätter von Arctia caja L., nach den weißen Zeichnungselementen. *o—4* = Häufigkeit des Vorkommens.

Textfig. 10. Schematische Sonderung der Abdomena von Arctia caja L. in bezug auf die dorsalen Längsstreifen und Seitenstreifen. Letztere können fehlen, erstere sich seitlich verdoppeln.

Zeichenerklärung:

= In der Form variierende Flecke.

= In der Form und der Lage variierende Flecke, d. h. von mehreren hier eingezeichneten Flecken ist auf einem Tier nur einer vorhanden.

= Nur angedeutete Flecke, die aber an Zahl variieren können.

NB. Stets treten Seitenflecken dort auf, wo dorsale Flecken vorhanden.

Nachdem ich nun mein Material genannt und die Methode, nach der ich gearbeitet, beschrieben habe, will ich nur noch angeben, daß ich jedes mir vorliegende Tier in allen oben genannten Punkten untersuchte und registrierte. Nun aber wende ich mich der eigentlichen Arbeit zu und zwar zunächst dem:

Kapitel II.

Über die Variabilität der A. caja L.

I. Abschnitt:

Variabilität in der Form und Größe.

a) Eigene Untersuchungen.

Indem ich mich jetzt dem Kapitel der Variabilität von A. caja L. zuwende, gehe ich von dem am meisten ins Auge fallenden Merkmal aus, um nach und nach mich auf Einzelheiten einzulassen.

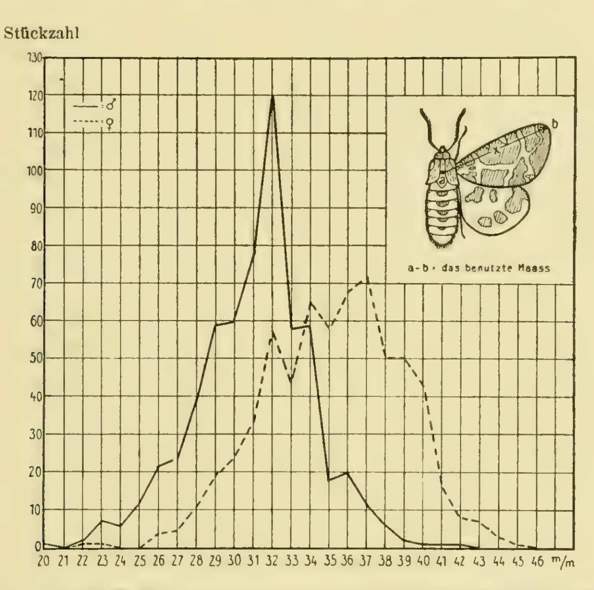
Form und Größe der Tiere ist unstreitig das allgemeinste Merkmal an diesen Tieren.

Was die Form anbetrifft, so verhält sich A. caja analog vielen anderen Falterarten, d. h. der Körper der Männchen ist schlank und am abdominalen Ende stumpf, der der Weibchen dagegen gedrungener und hinten zugespitzt. Auf die Anhänge des Kopfes und des Thorax komme ich im einzelnen noch zurück. Hier sei nur erwähnt, daß die Form der Flügel vom Geäder abhängt. Mir ist keine Variante der Flügelform zu Gesicht gekommen, wo nicht auch das Geäder variant war, allerdings meiner Auffassung nach meist durch äußere Störungen pathologisch deformiert. Der Falter mag in Größe, Farbe, Zeichnung usw. abweichen so viel er will, die Form der Flügel ist stets (wenn nicht lädiert) dieselbe. Veränderungen, wie Abstumpfen der Vorderflügelspitze, Verschmälerung der Flügel usw., rühren meiner Erfahrung nach fast stets von Schwierigkeiten her, die die Imago beim Verlassen der Puppenhülle zu überwinden hat, sind also Deformationen und nicht Varianten.

Anders jedoch verhält es sich mit der Größe. Abgesehen von dem auch in vielen, ja den meisten anderen Tierklassen auftretenden Geschlechtsdimorphismus, variiert auch jedes Geschlecht für sich in der Größe. Ich habe alle meine Untersuchungstiere gemessen, und zwar auf die Art wie Textfig. 11 angibt, und die Resultate in zwei Kurven — je eine für die Männchen und eine für die Weibchen — dargestellt, wie uns Textfig. 11 zeigt.

Wir sehen hier, daß die Breite der Schwankung 25 mm beträgt, wenn wir Männchen und Weibchen nicht getrennt betrachten. Bei dem Männchen schwankt x (= das Maß des Vorderflügels) von 20 mm bis 43 mm, also die Breite ist 23 mm, bei den Weibchen ist $x = 21-45$ mm, also 24 mm

beträgt die Variationsbreite, d. h. diese ist so gut wie gleich für Männchen und Weibchen. Während die Männchen jedoch meist ein x von ca. 32 mm aufweisen, ist für die Weibchen 38 mm die Durchschnittsgröße. Außerdem sehen wir an unseren Kurven, daß die Männchen etwas konstanter als die Weibchen sich verhalten, denn die männliche Kurve ist schmal und strebt steil zur Durchschnittsgröße von 32 mm an. Die weibliche Kurve aber ist breit ausgezogen und erreicht mit 32, 35 und 37 mm fast die gleiche Höhe. Es ist somit das Weibchen noch nicht so fixiert in seiner Größe wie das Männchen.



Textfig. 11. Tabelle der Vorderflügelgrößen mit der darüber eingetragenen entsprechenden ♂♂ und ♀♀-Anzahl von insgesamt 1250 Stück Arctia caja L. (607 ♂♂ und 643 ♀♀). a = Mitte des Thorax = Nadelkopf. b = Vorderflügel: vordere äußere Spitze.

Ferner ersehen wir aus der Kurve, daß die Größe der Männchen von $x = 20—22$ mm, sowie die von $x = 39—43$ mm Ausnahmen sind, wie auch die weiblichen Individuen von $x = 21—25$ mm und $x = 42$ mm, es ist somit eigentlich die Normalvariationsbreite der Männchen 17 mm, die der Weibchen 20 mm (eine Unterstützung meiner Ansicht, daß das Männchen fixierter als das Weibchen ist).

Wie bereits gesagt, kommt es in fast allen Tierklassen vor, daß das Männchen in der Größe mit dem Weibchen differiert und will ich mich hier nicht auf die z. T. bekannten Gründe

dieser Erscheinung einlassen. Interessant ist es aber, die Gründe zu beleuchten, die eine Variabilität in der Größe innerhalb eines Geschlechts hervorrufen.

Meinem Dafürhalten nach handelt es sich hierbei ausschließlich um Hemmungs- resp. Verkümmerungserscheinungen, wenn ein Tier kleiner ausfällt als normal. Dafür sprechen die Exemplare aus nordischen Ländern. Es fiel mir auf, daß fast alle Tiere der Spezies A. caja aus Nordamerika eine Größe von 30 mm für die Männchen und 35 mm für die Weibchen nicht überschreiten, dagegen die aus südlichen Ländern, wie z. B. Var. wiskotti, bei den Männchen im Durchschnitt 35 mm, bei den Weibchen 41 mm maßen. Es liegt nahe, diese Tatsache auf bessere Lebensbedingungen bei den Südformen zurückzuführen, zumal, wenn man wie ich die Erfahrung gemacht hat, daß jede intensivere Entwicklungshemmung, wie sie z. B. bei Zuchten langandauernder, stark erhöhter oder erniedrigter Temperatur oder bei Dunkel- und Hungerzuchten eintritt, eine Größenverminderung nach sich zieht. Eine solche Kleinheit kann man als eine Art von symmetrischer, gleichmäßiger Verkümmerung, die bei jeder Störung eintritt, auffassen. Solche Störungen sind z. B. nach A. Weismann (L. N. 1, II, p. 41; L. N. 118, p. 26) zu feuchte Luft im Brutofen, da dabei das Puppengehäuse aufweicht, wodurch das Schlüpfen erschwert wird, oder nach O. Schulz (L. N. 1, II, p. 48) absolute Trockenheit.

Wenden wir uns jetzt zu dem Abschnitt über die

b) Befunde anderer Forscher.

Prof. M. Standfuss wies, wie ich in Zürich sah, an A. fasciata nach, daß die Größe von der Entwicklungsdauer und der Temperatur abhängig ist (vgl. auch Standfuss, L. N. 106, p. 148). Er und andere Forscher, desgleichen auch ich selbst, fanden, daß eine normale Fraßzeit der Raupen normale große Imagines nach sich zog. Wurde die Temperatur wenig erhöht, so wurde die Lebenstätigkeit der Raupen erhöht, die Fraßzeit kürzte sich und die Imagines wurden größer. Ein Fall, den wir in der Natur etwa bei der Var. wiskotti beobachten. Eine weitere Erhöhung der Temperatur kürzte die Fraßzeit noch mehr, die Tiere verbrauchten wahrscheinlich viel Kraft, um gegen die übermäßige Hitze anzukämpfen (vgl. Theorien von Urech und Schröder, Einl. p. 416 und 419) und hatten nicht mehr die nötige Zeit, voll auszuwachsen. Die Imagines blieben daher klein. Das gleiche

Resultat erhielt STANDFUSS bei analogen Versuchen mit Call. dominula u. a. m. Bei manchen anderen Tieren zeigte sich allerdings das Umgekehrte. Es mußten dabei Rasseeigentümlichkeiten berücksichtigt werden (L. N. 106).

Ich selbst konnte bei Kältehemmungen nachweisen, daß die Fraßzeit länger wurde, aber wegen der durch Kälte hervorgerufenen Unterdrückung der Lebenstätigkeit und der wahrscheinlich nicht genügenden Umsetzung des Nahrungsstoffes die Tiere, wie bei Hungerzuchten verkümmerten.

Andere Forscher [man findet eine Zusammenstellung derselben und ihrer Befunde in BACHMETJEW (L. N. 1, II, p. 870)] glauben Variationen dieser Art durch verschiedene Nahrung erreicht zu haben. Die Resultate der einzelnen Lepidopterologen sind aber meist sich absolut widersprechende und das einzige Sichere ist: bei, für die Tiere fremder Nahrung werden die Imagines, falls sie überhaupt zur Entwicklung kommen, kleiner. Also liegt hier wieder eine Hemmungserscheinung vor. Wir können also aus diesem Kapitel folgende Schlüsse ziehen.

c) Zusammenfassung.

1. Die Formenvariabilität von A. caja ist fast 0. Flügelformveränderungen treten nur bei gleichzeitiger Geäderveränderung auf. Diese fast nur als pathologische Deformation.

2. Die Männchen der A. caja sind durchschnittlich kleiner als die Weibchen.

3. Die Männchen sind in bezug auf die Größe fixierter, d. h. ihre Variationsbreite ist geringer als die der Weibchen.

4. Je größer die Hemmung in der Entwicklung, desto kleiner ist die Imago.

5. Wachstumshemmungen werden hervorgerufen durch fast alle übermäßigen, außerordentlichen, in der Natur normaliter nicht vorkommenden Lebensbedingungen, als: zu hohe oder zu niedrige Temperatur, zu große oder zu geringe Feuchtigkeit, unzureichende oder unpassende Nahrung, unzureichendes Licht, kurz alle Einschränkungen notwendiger Lebensbedingungen.

6. Einflüsse, die die Lebenstätigkeit der Raupen und Puppen erhöhen, rufen bei A. caja eine Zunahme der Imago in ihrer Größe hervor.

II. Abschnitt.

Variabilität in Zeichnung und Farbe der Flügel.

a) Eigene Untersuchungen.

Ich habe bereits in Kapitel I: Material und Methode — gesagt, daß ich zum Schluß gekommen bin, das Geäder als konstant anzusehen. Nun möchte ich zunächst die Zeichnung der Flügel durchsprechen und zugleich dabei nachweisen, daß eine gewisse Abhängigkeit der Zeichnung vom Geäder vorliegt.

Bei schnellem Überblicken einer großen Zahl A. caja-Individuen erkennen wir bald, daß wir außerordentlich helle, mittlere und extrem dunkle Tiere vor uns haben. Wir sehen aber zugleich, und darauf mußte ich besonders achten, daß die dunklen Tiere ihre Dunkelheit manchmal einem bloß dunklen Farbenton bei zarter Zeichnung, manchmal einer hellen aber stark verbreiteten Zeichnung verdanken. Wir haben also streng zu scheiden zwischen: Farben- und Zeichnungswirkung.

Abgesehen von der Lage der einzelnen Bänder, variiert an dem Falterflügel fast alles. Die Lage jedoch ist in vollkommener Abhängigkeit vom Geäder und zwar etwa wie folgt: Band *A* liegt stets am Ursprung aller Adern am Wurzelende des Flügels, und ist nur höchst selten durch ein schmales Grundfarbenband vom Thorax getrennt. Die Trennung tritt fast nur dann auf, wenn die Schulterdecken des Thorax zugleich stark weißgelb gezeichnet sind z. B. beim Auftreten der Formel 4 für die Schulterdecke. Vgl. Textfig. 9. Band *E* läuft über die Querader, welche das Diskoidalfeld nach außen hin abschließt, Band *D* verläuft in der Mitte zwischen den Bändern *C* und *E*, Band *F* geht über den Schnittpunkt der Adern II_3 und II_5 und auf den Hinterflügeln an analoger Stelle, Band *G* endlich bildet, abgesehen von lichten Saumfranzen, die äußerste Begrenzung der Flügel. Alle Bänder sind an Ader IV_1 gekrümmt, d. h. die Bänder *A*—*F* streben oberhalb der Ader IV_1 zum Außenrand, unterhalb dieser Ader — wurzelwärts. Band *G* aber läuft dem Saume parallel und verbreitet sich nur stark nach innen bei Ader IV_1. Diese Merkmale der Bänderlage gelten für Vorder- und Hinterflügel in gleicher Weise und für sämtliche Varianten der A. caja. L. Mag die Zeichnung noch so kompliziert sein, auf Grund des Geäders läßt sich jedes Zeichnungsband bestimmen. Es können manchmal eine ganze Anzahl Bänder, sogar alle, fehlen, daß aber bei

A. caja mehr Bänder als 7 auftreten, ist mir nie zu Gesicht gekommen. Zwei Fälle, auf die ich später im Allgemeinen Teil zurückkomme, fielen mir auf, wo einmal Band E an der Diskoidalquerader parallel dieser durch einen feinen Grundfarbentonstreifen gespalten wurde, das andere Mal, wo eine solche Trennung in Band A bei A_1 und A_2 vorkam.

Die Zeichnungsbänder sind also in ihrer Lage bestimmt, nicht aber in ihrer Form und Breite.

Bei der häufigsten Form ist das Zeichnungsband zirka doppelt so breit wie das Grundfarbenband. Dieser Fall ist aber relativ selten. Es ist die Breite der Bänder vielmehr das Allervarianteste am gesamten Habitus des Falters. Eine Verbreiterung resp. Verschmälerung des Zeichnungsbandes kann stellenweise oder auf der ganzen Ausdehnung des Bandes stattfinden. Ersteres führt oft zur Querstreifung. Die Verbreiterung kann bald beiderseitig (von der Mittellage des Bandes aus gerechnet), bald einseitig sein. Letzterer Umstand hat mich anfangs zur Meinung gebracht, die Bänder variierten auch seitlich in ihrer Lage. Daß sie dieses aber nicht tun, glaube ich daraus schließen zu dürfen, daß bei etwa 90% aller Tiere die Bänder normal lagen, bei den übrigen 10% zwar mehr oder weniger seitlich verschoben schienen, aber sie waren in ihrer Form zugleich derartig bizarr, oder gar infolge Geäderverkrüppelung verzerrt, daß es überhaupt schwer fiel, den Verlauf eines Bandes annähernd genau zu verfolgen. Da solche Tiere (mit zwei Ausnahmen) stets asymmetrisch waren, d. h. die Flügel einer Seite widersprachen obiger Regel der Konstanz der Lage der Zeichnung nicht, so führe ich solche Abnormitäten auf irgendwelche pathologische Störungen zurück, die bei Aufstellung eines allgemeingültigen Satzes nicht zu berücksichtigen sind.

Wir kommen nun wieder auf die seitliche Verbreiterung der Zeichnungsbänder zu sprechen. Meist entsteht eine solche zwischen zwei Adern; nur Band G macht eine Ausnahme davon und strebt gerade, an den Adern sich zu verbreitern. Allerdings, an Stellen, wo mehrere Adern dicht nebeneinander liegen, wie etwa an der Diskoidalquerader, beim Ursprung der Adern III_2, III_3 und IV_1 verbreitert sich das Band anscheinend die Adern entlang. Bei näherer Untersuchung macht man jedoch die Beobachtung, daß überall an den Stellen, wo eine Ader ein Zeichnungsband schneidet, das Band selbst in verschmälerndem Sinne ein-

gekerbt ist. Nach allem diesen will es mir scheinen, daß, wenn die Adern die Pigment zuleitenden Kanäle enthalten, der osmotische Übergang des Pigmentes in die Schuppen dicht links oder rechts von den Adern, dort, wo die Flügelmembran an diese angrenzt, erfolgt, und es kommt, da es wahrscheinlich größere Schwierigkeiten zu überwinden hat, zuletzt erst in die Schuppen, die auf den Adern selbst liegen (vgl. Kap, II, Abschn. 2*a*). Da nun die Endigung der Adern zarter und feiner ist, ist diese Schwierigkeit an dieser Stelle geringer. Es kommt das Pigment daher ziemlich ebenso schnell auf die Adern, wie seitlich von ihnen hin. Deshalb macht das Band *G*, welches gerade an den Endigungen der Adern liegt, die Ausnahme, daß kaum eine Einkerbung des Zeichnungsbandes an den Adern zu konstatieren ist. Für diese Auffassung spricht auch noch der Umstand, daß manche prachtvoll pigmentierte Zeichnungsbänder auf den Adern vollkommen pigmentlos, resp. nur durch das, wie ich nachher beweise, ursprünglichere, weiße Pigment gefärbt sind. Es hat somit bei der Ausfärbung der Flügel das Pigment wohl Zeit gehabt, seitlich aus den Adern in die Schuppen zu fließen, es ist aber aus irgendwelchem Grunde nachher verhindert worden, auch auf den Adern sich niederzulegen. Auch der Umstand, daß Flecke entstehen zwischen zwei Adern, vollkommen getrennt von diesen, widerlegt diese Anschauung nicht. Das Flügelfeld hat wahrscheinlich einige besonders empfindliche Stellen, die auf Pigmentzufluß am leichtesten reagieren. Man vergleiche Urechs (L. N. 113.) und Fischers Theorie der verschiedenen chemischen Pigmentzusammensetzung und der damit verbundenen stärkeren chemischen Anziehung des Pigments in die Intercostalräume. Diese Theorie unterstützt obige Annahme. Nie ist es mir, bei Arctiiden wenigstens, zu Gesicht gekommen, daß bloß die Adern gefärbt waren, während zwischen denselben eine primitivere Färbung vorherrschte. Weißes Pigment als primäre Grundfarbe ist über den ganzen Flügel mit Beginn der Ausfärbung verbreitet, also auch auf den Adern (vgl. Kap. IV: „Ontogenetisches“). Sog. Brücken, die, wie oft gesagt wird, gerne die Adern entlang sich bilden, d. h. Flecke, die je zwei Längsbänder quer miteinander verbinden, sind meist zwei durch die betr. Ader mehr oder weniger getrennte, schmale Streifen, die dicht ober- oder unterhalb derselben verlaufen.

Ich nahm hierbei an, daß die Adern die pigmentzuleitenden Wege sind. Dieses ist schon des öfteren nachgewiesen worden, und kann ich mich nicht weiter mit dieser so gut wie gelösten

Frage abgeben. Ich verweise deshalb auf Urech (L. N. 113), Fischer (L. N. 22), M. v. Linden (L. N. 58 und 59) u. a. m.

Wie Eimer (L. N. 8), M. v. Linden (L. N. 55), Chr. Schröder (L. N. 85) und andere nachgewiesen haben, ist die Längsstreifung die ursprünglichste Zeichnungsart, die über schmale Anlagen aus der Zeichnungslosigkeit entsteht; nach und nach bildet sich durch seitliche Verbreiterung und gleichzeitige anderwärtige Verschmälerung eine Fleckzeichnung aus, bis zum Schluß wieder der höchste und zugleich einfachste Zustand, der der Einfarbigkeit, erreicht ist. Wir finden bei A. caja eine entschieden ausgesprochene Längszeichnung. Selten ist eine solche noch nicht vollkommen, d. h. es fehlen ganze Bänder oder einzelne Teile derselben (Z. B. Taf. XIX, Fig. 1 und 2). Häufig dagegen tritt schon eine seitliche Verschmelzung zweier Längszeichnungsbänder ein, die zur Querstreifung übergehen. Hier sind es besonders einzelne bestimmte Teile des Zeichnungsbandes, die zur Brückenbildung (s. oben) neigen. Überhaupt sind einzelne Bandteile variabler als andere. Wir wollen ein wenig darauf eingehen.

Wir unterscheiden sowohl äußerst stabile, wie äußerst labile Zeichnungsbandteile oder Flecke. Während z. B. bei allen von mir untersuchten Tieren Fleck $E_{2(2)}$ nie und die Flecke G_1, $F_{1(3)}$, E_1 fast nie schwinden, geschieht dieses sehr häufig mit den Flecken $B_{(2)}$, C_3 und G_4. Ferner habe ich niemals vom Bande A die Teile $A_{(2)}$ bis $A_{(4)}$ finden können, mit Ausnahme, wenn der Flügel einfarbig dunkel ist (Textfig. 5, 8, 9 und 12). Auf den Hinterflügeln ist der durchaus konstanteste Fleck F'_3, die seltensten B'_{1-4} und C'_{1-4}. Im übrigen verhalten sich die Hinterflügel wie die Vorderflügel. Wie im Vorkommen, so variieren die Flecke auch in ihrer Tendenz zu seitlicher Verbreiterung. Die häufigsten Brücken sind die zwischen D_3 und E_3, sowie C_4—D_4—E_4 und endlich F_2 und $G_{(1)}$. Relativ häufig sind Brücken zwischen folgenden Flecken: $E_{(2)}$—F_3; C_3—D_3; E_2—F_2; $F_{(2)}$—$G_{(2)}$ und $F_{(4)}$—G_4. Seltener die zwischen C_{1-2} und D_{1-2} oder D_{1-2} und E_{1-2}, sowie E_1—F_1 usw. Am allerseltensten sind die Brücken zwischen $B_{3(4)}$ und $C_{3(4)}$. Ich verweise auf die Textfig. 8, auf der alle Möglichkeiten eingezeichnet sind. Auf den Hinterflügeln (wir reden bloß von der Oberseite der Flügel) ist die weitaus häufigste Brücke F'_1 zu E'_1 resp. E'_1 zu D'_1, es folgen in der Häufigkeit D'_3—E'_3; E'_2—$F'_{(3)}$; D'_{3-4}—E'_{3-4}. Am seltensten verschmilzt F'_1 mit G'_1. Durch die I. schematische Sonderung der Flügel auf Textfig. 3 und 4, sowie die weiteren

auf der Textfig. 5—7, werden in den Formeln der Flügelzeichnung die Brücken je nach ihrer Wichtigkeit mehr oder weniger fixiert.

Wenden wir uns jetzt der Übersicht über die Verbreitung der Vorderflügelzeichnungsvariation zu. Ich habe, um eine Übersichtlichkeit zu erlangen, die Formel der durchgearbeiteten Tiere auf Tafeln eingezeichnet, die mit einem Koordinatensystem versehen sind. Auf der Abszisse trug ich die Bezeichnung der II. und III. schematischen Sonderung ein, auf der Ordinate die der I. Ist das Koordinatensystem von den Bezeichnungen der Vorderflügelformeln gebildet, so trug ich in das dem Tiere entsprechende Formelquadrat die Formel der Hinterflügelzeichnung desselben Tieres ein, und umgekehrt. Dieser Modus gab mir die Möglichkeit, zugleich Korrelationen zwischen Vorder- und Hinterflügelzeichnung, falls solche vorhanden sind, zu sehen.

Betrachten wir nun die Taf. XX. Ich wiederhole: Auf der Abszisse sind die Bezeichnungen der II. (α, β, γ) und der III. [1 (1), 2 (2) . . . 7 (7)] Vorderflügelzeichnungssonderung eingetragen, auf der Ordinate die der I. Sonderung (0, I′I″ . . . VI). Hat nun ein Tier die Vorderflügelformeln Vβ5 und die Hinterflügelformeln VI″α3, so finden wir es in vorstehender Tabelle in der Horizontalkolonne V im Teil β in dem Fach 5. Hier ist dann die Hinterflügelformel VI″α3 eingetragen. Um nun zugleich Männchen und Weibchen getrennt beachten zu können und auch die Anzahl der Stücke gleicher Formelwerte anzugeben, hat jede eingetragene Formel seitwärts einen Punkt. Die Anzahl der Punkte neben einer Formel gibt die Anzahl gleicher Stücke wieder. Die Punkte links von der Formel geben die Anzahl der Männchen, die rechts von der Formel die Anzahl Weibchen an. Es ist also in vorliegender Tabelle bei der Vorderflügelzeichnungsformel Vβ5 ein Weibchen der Hinterflügelzeichnungsformel VI″α3 eingetragen.

Ich habe diese Art meiner Wiedergabe genauer erklärt (ich hoffe zur Genüge), weil ich sie in analoger Weise für fast alle anderen Merkmale der A. caja L. benutze[1]). Wenden wir uns jetzt dem zu, was die Taf. XX uns zeigt.

---

1) In dieser Tafel sind nur die Tiere der Pilzschen Sammlung verzeichnet. Die daraus gezogenen Schlußfolgerungen erstrecken sich aber, wie ich aus gründlichem Vergleich mit den anderen, nicht publizierten Tabellen ersah, auch auf alles übrige mir bekannte Material. Wo eine Verallgemeinerung ohne weiteres nicht ausgeübt werden durfte, zog ich zur Korrektur meine anderen nicht veröffentlichten Tabellen hinzu.

Zunächst sehen wir, daß unter α im Verhältnis sehr viel weniger Tiere zu finden sind als unter β und γ; d. h. eine

	α 1	α (1)	α 2	α (2)	α 3	α (3)	α 4	α (4)	α 5	α (5)	α 6	α (6)	α 7	α (7)
0			1♀											
I'	1♂													
I''			1♀											
II'					1♀									
II''	1♂		4♂ 2♀		8♂			1♂						
II'''														
II''''		1♂												
III'			4♂ 1♀		3♂									
III''														
III'''			4♂ 2♀		3♂						1♂			
III''''														
IV	5♂ 5♀	1♂ 1♀	35♂ 38♀	1♂ 3♀	13♂ 7♀						1♂			
V	4♂		6♂ 1♀									1♀		
VI	2♂ 3♀													
Σ.	14♂ 8♀ 22.	2♂ 1♀ 3.	53♂ 46♀ 99	1♂ 3♀ 4	27♂ 8♀ 35	— —	— —	1♂ – 1	— —	— —	2♂ – 2.	– 1♀ 1.	— —	— —

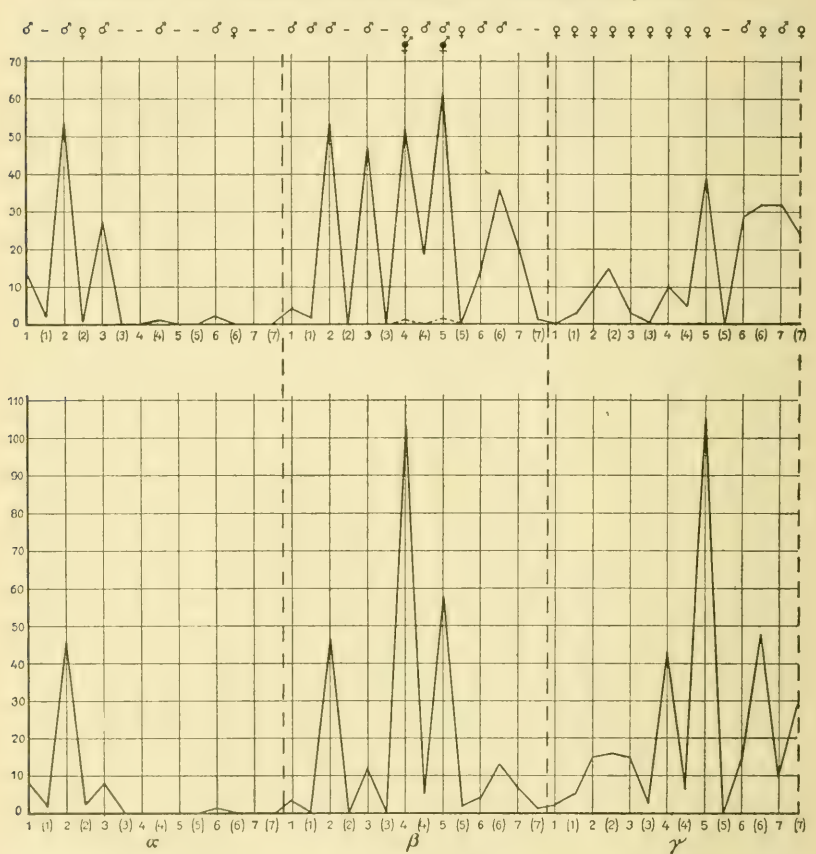
	β 1	β (1)	β 2	β (2)	β 3	β (3)	β 4	β (4)	β 5	β (5)	β 6	β (6)	β 7	β (7)
0			1♂ 1♀		1♂		1♂ 1♀		4♀					
I'					4♂		1♀		1♂ 7♀		3♂	4♂	4♂ 1♀	1♀
I''							1♀		1♂		1♀		4♂ 2♀	
II'	1♂		1♀		1♂		2♂		3♂		1♂	2♂ 1♀	1♂ 1♀	1♂
II''	1♂	1♂	5♂ 2♀		12♂ 2♀		6♂ 10♀	5♂	16♂ 7♀	1♀	7♂	2♂ 2♀	4♂ 1♀	
II'''							2♀				1♂	2♂	1♂	
II''''		1♂												
III'			5♂ 2♀		6♂ 2♀		5♂ 6♀	2♂ 1♀	4♂ 6♀		1♂	4♂	6♂ 2♀	
III''			1♂						2♂ 1♀			2♂		
III'''	1♂		5♂ 6♀		6♂ 2♀		14♂ 9♀		15♂ 13♀		1♂ 1♀	8♂ 2♀		
III''''							1♀		1♂	1♂		1♂		
IV	1♂ 3♀		36♂ 35♀		12♂ 6♀		23♂ 63♀ 1⚥	12♂ 3♀	76♂ 20♀ 1⚥		1♂ 2♀	12♂ 8♀		
V							1♂			1♀				
VI														
Σ.	4♂ 3♀ 7.	2♂ – 2	53♂ 47♀ 100	— —	47♂ 12♀ 59	—	52♂ 104♀ 1⚥ [illegible]	19♂ 4♀ 23	61♂ 58♀ 1⚥ 120	1♂ 2♀ 3.	15♂ 4♀ 19	36♂ 13♀ 49	20♂ 7♀ 27.	1♂ 1♀ 2

	γ 1	γ (1)	γ 2	γ (2)	γ 3	γ (3)	γ 4	γ (4)	γ 5	γ (5)	γ 6	γ (6)	γ 7	γ (7)	Σ
0		1♂ 2♀		4♂ 2♀	3♀	1♀	3♀	1♂	7♂ 31♀		11♂ 6♀	14♂ 14♀	16♂ 4♀	24♂ 29♀	91♂ | 92♀ 183
I'		1♂		1♂ 1♀	2♂ 1♀		1♂ 4♀	1♂ 2♀	4♂ 15♀		3♂	8♂ 6♀	4♂ 3♀	1♀	42♂ | 43♀ 85
I''		1♀						1♀	1♂ 1♀		1♂ 1♀	1♂ 1♀	3♂ 1♀		11♂ | 11♀ 22
II'					2♀	1♀			2♂ 1♀		1♂ 1♀	1♀			15♂ | 10♀ 25
II''		1♀	7♂ 3♀	3♂ 2♀	1♀		4♂ 6♀	1♂	14♂ 2♀		7♂ 3♀	3♂ 9♀	6♂ 1♀		120♂ | 80♀ 200
II'''							1♀	1♂ 1♀	1♂ 5♀		2♂	1♂ 2♀	1♀		9♂ | 12♀ 21
II''''				1♂				1♀	2♀		2♀	2♀			3♂ | 7♀ 10
III'			1♀		1♀	1♀	5♀		1♂ 6♀		1♂ 1♀	1♂ 2♀	1♂		38♂ | 35♀ 73
III''									1♀						4♂ | 2♀ 6
III'''		1♀	1♂ 4♀	3♂ 2♀	1♂ 3♀		1♂ 10♀	1♂ 1♀	7♂ 20♀		2♂ 1♀	1♂ 7♀	1♂		82♂ | 95♀ 177
III''''									1♀						3♂ | 2♀ 5
IV	2♀		2♂ 7♀	3♂ 9♀	4♀		4♂ 14♀		2♂ 30♀			3♂ 4♀	1♂		191♂ | 240♀ 2⚥ 433
V		1♂									1♂				13♂ | 3♀ 16
VI															2♂ | 3♀ 5
Σ.	2♀ 2	3♂ 5♀ 8	10♂ 15♀ 25	15♂ 16♀ 37	3♂ 15♀ 18	3♀ 3	10♂ 43♀ 53	5♂ 6♀ 11	39♂ 115♀ 154	—	29♂ 15♀ 44	32♂ 48♀ 80	[illegible] 47	[illegible] 54	Σ.

Textfig. 12. Tabelle der Vorderflügelformeln mit der eingetragenen Stückzahl aller ♂♂ und ♀♀ von Arctia caja L.

Trennung des Fleckens C_3 von D_3 ist relativ selten. Alsdann sehen wir, daß einige Formeln unter β fast ebenso häufig vor-

kommen wie unter γ; man vergleiche z. B. III‴β 5 und III‴γ 5, jedenfalls sind meist dort die größte Anzahl Tiere in γ vertreten, wo sie sich in β finden: eine Erscheinung, die für die Hinterflügel noch mehr zutage tritt (vgl. Taf. XXI). Daraus ersehen wir, daß die Tiere, die der Sonderung β und γ entsprechen,



Textfig. 13. Tabelle der Vorderflügelformeln zur Darstellung der Verteilungs- und Anzahlkurven in bezug auf die [W.]-Zeichnungselemente der Vorderflügel. Obere Kurve: Männchen und Zwitter [▬ u. ·····], untere Kurve: Weibchen [▬] aller Arctia caja L.

näher zueinander gehören, als die von α zu jeder einzelnen der beiden Gruppen. Ferner: Am meisten Tiere sind zu finden in III‴ und besonders in IV, nur in 0 γ ist noch eine dichtere Besetzung zu verzeichnen. Daraus folgern wir, daß die Tiere mit mindestens 3—4 durchlaufenden Grundbändern die häufigsten

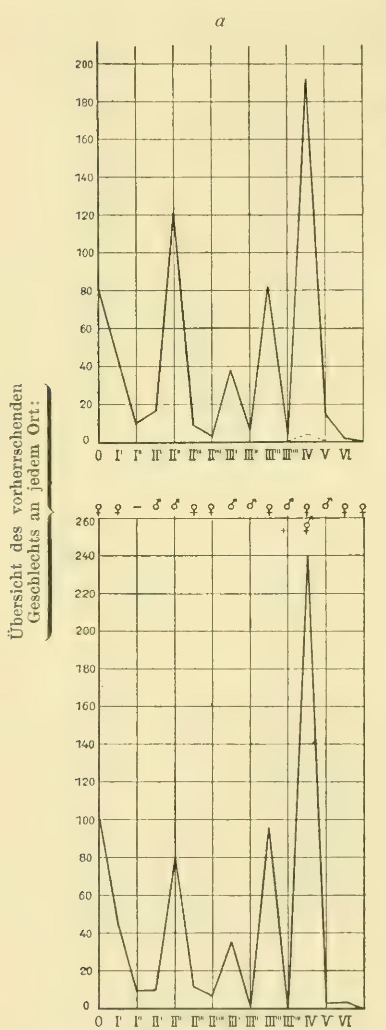
sind und zwar sind diese dann: a, b, c und f (letzteres nur bei Gruppe IV). Nicht selten sind ganz verdunkelte Tiere, d. h. Tiere, die stark durch äußere Einflüsse, im Sinne von Querverschmelzung bis zur Verdunkelung beeinflußt sind, wie uns Rubrik 0 γ (6) und 0 γ 7 lehrt. Daß äußere Einflüsse diese Verdüsterung bewirken, ist wiederholt festgestellt worden (vgl. auch die Versuchsresultate von FISCHER, STANDFUSS u. a. in der Einleitung p. 415—421). Das am häufigsten vorkommende Tier entspricht in bezug auf die Vorderflügelzeichnung der Formel: IV β 4 — ein Typus, den ich zur Unterlage der schematischen Taf. XVIII benutzte. Um diesen Schluß zu erhärten und noch genauer zu präzisieren, betrachten wir noch die Textfig. 12, in welcher nur die in jeder Vorderflügelzeichnungsformel vorkommende Stückzahl der Männchen und Weibchen angegeben ist. Noch klarer ersieht man das folgende Resultat aus den Kurven der Textfig. 13. Hier ist unten nur die Einteilung α, β, γ mit der 1, (1), 2, (2) usw. eingetragen und darüber die in allen Reihen von 0—VI vorkommenden Männchen und Weibchen. Die Textfig. 12 zeigt uns, daß die größte Anzahl Männchen in IV β 2, IV α 2, 0 γ (7) IV β 4 vorkommen. Wird aber die I. Sonderung außer Acht gelassen, d. h. denken wir uns 0, I', I'' usw. aufeinander gelegt, so erhalten wir die männliche Kurve der Textfig. 13 und finden die größte Anzahl Männchen in α_2, $\beta_{2,3,4,5}$.

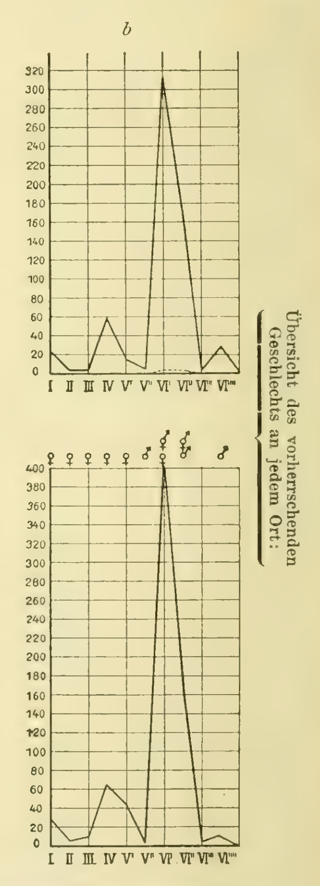
Ähnlich verhält es sich mit den Weibchen: Auf Textfig. 12 finden wir die bei weitem größere Anzahl Weibchen in IV β 4, wo 64 Stück von den ca. 1200 A. caja-Weibchen stehen. Es folgen in der Häufigkeit die Rubriken: IV α 2 mit 38 Weibchen, IV β 2 mit 35 Weibchen, 0 γ (7) mit 29 Weibchen und endlich IV β 5 sowie III''' γ 5 mit je 20 Weibchen. Auf Textfig. 13 sind wiederum in γ 5 und in β 4 die bei weitem größte Zahl der Weibchen.

Zum Schluß denken wir uns die Sonderung $\alpha_{1\,(1)\,2\,(2)}\ldots$, $\beta_{1\,(1)\,2\,(2)}\ldots$, $\gamma_{1\,(1)\,2\,(2)}\ldots$ weg und die Stückzahl der Geschlechter allein auf die Sonderung 0—VI projiziert, so erhalten wir ein Bild der Kurve, wie es auf Textfig. 14 a dargestellt ist, d. h. die größte Zahl der Männchen liegt in Kolonne IV, die größte Zahl der Weibchen desgleichen daselbst. Nehmen wir den Durchschnitt aller dieser Befunde, so ist das.

Normalmännchen: $VZF =$ IV β 4
Normalweibchen: $VZF =$ IV γ 5.

Aus dieser ganzen Schlußfolgerung ersehen wir, daß der A. caja-Falter, was seine Vorderflügelzeichnung anbelangt (*VZF*), kolossal variant ist und in vielen Varianten in fast derselben Häufigkeit vorkommt. Auch zeigte sich schon bei der I. schematischen Sonderung der Flügel (p. 427), daß die Vorderflügel in bezug auf durchlaufende Grundfarbenbänder stärker





Textfig. 14. Tabellen der Formeln für *a* Vorderflügel und *b* Hinterflügel zur Darstellung der Verteilungs- und Anzahlkurven in bezug auf die Elemente der Grundfarbenbänder. Obere Kurven: Männchen u. Zwitter [— u. ·····], untere Kurven: Weibchen [—] aller Arctia caja L.

variieren als die Hinterflügel; verhält sich doch die Anzahl der Gruppen wie 14 : 10. Daraus ist ersichtlich: Auf Grund der Vorderflügelzeichnung allein läßt sich kein sicherer Normaltypus aufstellen.

Auch läßt sich aus den Textfigg. 13 und 14 ersehen, daß Männchen und Weibchen nicht in gleicher Häufigkeit mit derselben Vorderflügelzeichnung auftreten. Ich habe jeder der Textfiguren eine Übersicht des vorherrschenden Geschlechts an jedem Ort der Kurve beigefügt und, obgleich der von mir erst später zu besprechende Befund: die Weibchen neigten eher zum Verdunkeln als die Männchen — und umgekehrt, hier durchaus ungenügend bestätigt wird, muß ich doch darauf aufmerksam machen, daß, wie die Übersicht zeigt, die Majorität der helleren Tiere Männchen, die der dunkleren fast stets Weibchen sind. Dabei ist darauf zu achten, daß bei dieser Übersicht α, β, γ einzeln zu betrachten sind, denn $\alpha(7)$ ist ein weit dunkleres Tier als β_1, und $\beta(_7)$ wieder weit dunkler als γ_1, und umgekehrt.

Nun möchte ich bloß noch bemerken, daß die durchlaufenden Grundbänder ein viel ausgeprägteres Merkmal der Varianten sind, als die Einteilung in α, β, γ und 1 (1), 2 (2) . . . usw., denn wir fanden das Normaltier ganz eindeutig in IV, um es aber genauer zu bestimmen, war die Vieldeutigkeit der anderen Sonderungen zu groß.

Verlassen wir jetzt die *VZF*, auf die wir bei Besprechung der Korrelationen wieder eingehend zurückkommen und wenden uns der Taf. XXI zu, auf der die Koordinatenachsen durch die Hinterflügelzeichnungsformeln (*HZF*) gebildet sind und in deren Rubriken sich die *VZF* befinden. Auch hier in Taf. XXI ist nur das PILZsche Material berücksichtigt, vgl. Fußnote auf p. 442.

Wie auf Taf. XX, so sehen wir auch hier, daß α weitaus seltener ist als β und γ; und nach obiger Auseinandersetzung β und γ daher näher zueinander verwandte Formeln enthalten, als die α-Formen zu je einer der beiden anderen. Wir sehen außerdem noch bewiesen, daß die III. Sonderung in 1 (1), 2 (2) . . . usw. bei den geklammerten Zahlen schwach besetzt ist, d. h. diese Zahlen bestimmen Ausnahmeformeln. In allen drei Kolonnen α, β, γ, vor allem aber in β und γ, sehen wir an gleicher Stelle die größte Anzahl Tiere, und zwar sind die weitaus am häufigsten vorkommenden Tiere in der Rubrik VI', d. h. 6 durchlaufende Grundfarbenbänder hat der Normaltypus der Hinterflügelzeichnug. Die durchlaufenden Bänder sind: a', b', c', d', e' und f'; dabei ist sowohl Fleck D'_{2-3}, wie die Flecke $E'_{2\,(2)}$ und F' vorhanden. In den Kolonnen 3—5 sind die Tiere besonders schwach vertreten. Das häufigste Tier ist der Formel VI'γ5 entsprechend. Wir holen zum Vergleich die der Textfig. 12 analoge

Textfig. 15 zu Rate. Hier finden wir, daß — ziehen wir das ganze A. caja-Material in Betracht — die größte Anzahl Männchen sich in VI'α3, VI'γ4, VI'β3 und VI'β4 befindet und bei Betrachtung

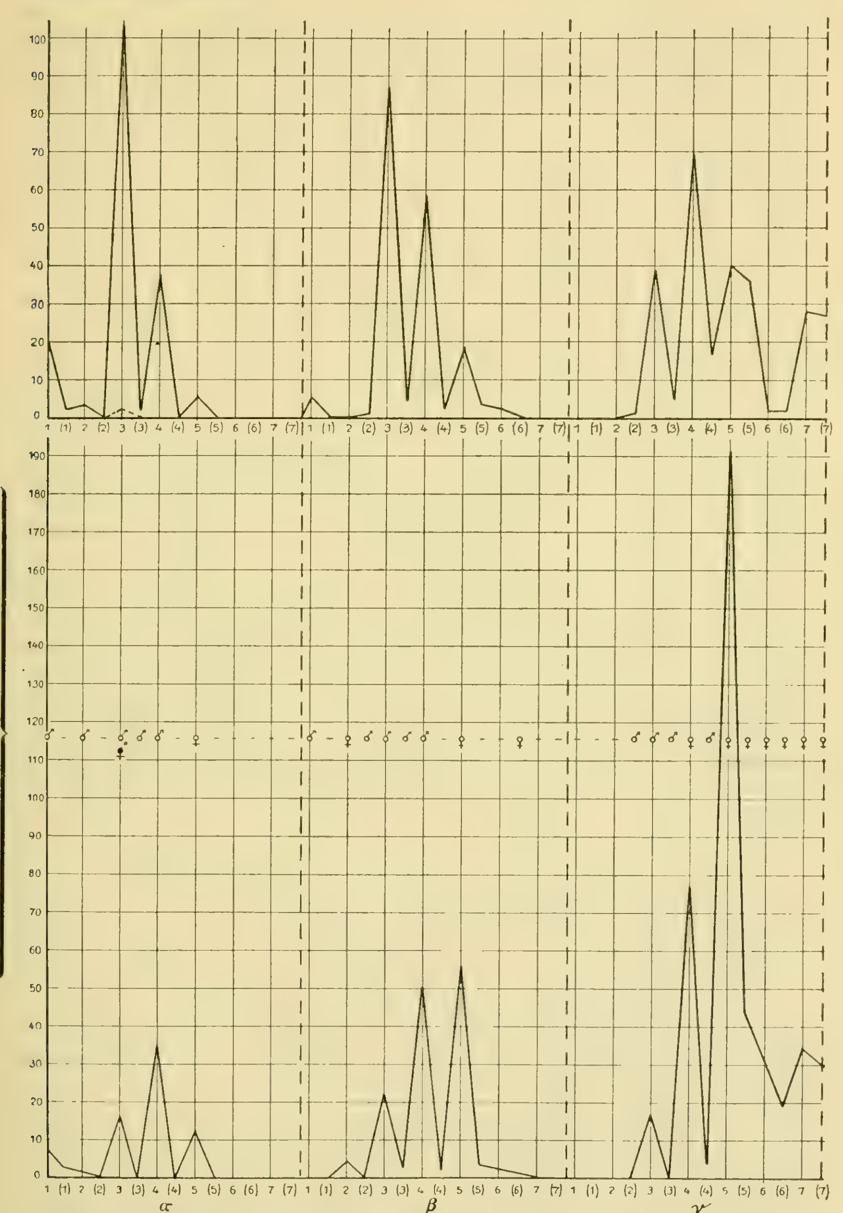
α	1	(1)	2	(2)	3	(3)	4	(4)	5	(5)	6	(6)	7	(7)
Ood I	1♀													
II														
III									1♀					
IV														
V'					1♂ 1♀		2♂ 1♀		1♂					
V''														
VI'					38♂ 2♀ 1⚥		23♂ 20♀		2♂ 10♀					
VI''		1♂	2♂		64♂ 13♀ 1⚥	1♂	12♂ 14♀		2♂ 1♀					
VI'''			1♂ 1♀											
VI''''	20♂ 6♀	1♂ 2♀												
Σ	20♂ 7♀ 27	2♂ 2♀ 4	3♂ 1♀ 4	— —	103♂ 16♀ 2⚥ 121	1♂ – 1	37♂ 35♀ 72	— —	5♂ 12♀ 17	— —	— —	— —	— —	— —

β	1	(1)	2	(2)	3	(3)	4	(4)	5	(5)	6	(6)	7	(7)
Ood I									1♀		1♂			
II											1♂			
III							1♀							
IV						1♂ 2♀	1♀		1♂ 1♀	2♀		1♀		
V'					1♂		1♀		1♂ 3♀	2♂	1♀			
V''					1♀									
VI'					49♂ 15♀	3♂	46♂ 41♀	2♂ 2♀	14♂ 42♀	1♂ 1♀	1♀			
VI''					37♂ 6♀		12♂ 7♀		2♂ 9♀					
VI'''			2♀	1♂										
VI''''	5♂		2♀											
Σ	5♂ – 5	— —	– 4♀ 4	1♂ – 1	87♂ 22♀ 109	4♂ 2♀ 6	58♂ 51♀ 109	2♂ 2♀ 4	18♂ 56♀ 74	3♂ 3♀ 6	2♂ 2♀ 4	– 1♀ 1	— —	— —

γ	1	(1)	2	(2)	3	(3)	4	(4)	5	(5)	6	(6)	7	(7)	Σ
Ood I							1♂ 1♀		1♂	2♀		1♀	2♂ 4♀	12♂ 17♀	24♂ 26♀ 50
II									1♂	1♀		1♀	3♂ 2♀	2♀	5♂ 6♀ 11
III										2♂ 1♀		1♂ 3♀	2♂ 1♀	3♀	6♂ 10♀ 16
IV					2♀	1♂	2♂ 1♀	1♂	3♂ 5♀	1♂ 15♀	1♂ 2♀	2♀	7♂ 17♀	6♂ 7♀	43♂ 58♀ 101
V'							1♂ 1♀		4♂ 26♀	1♂ 4♀	1♀	2♀	1♂ 4♀		15♂ 56♀ 71
V''						1♂	1♂	1♂		2♂			2♂		7♂ 1♀ 8
VI'					27♂ 12♀	1♂	56♂ 64♀	9♂ 3♀	30♂ 140♀	14♂ 45♀	1♂ 17♀	3♀	6♂ 7♀	1♂ 1♀	311♂ 411♀ 1⚥ 723
VI''					18♂ 3♀	1♂	15♂ 5♀	5♂ 1♀	10♂ 14♀	2♀			2♂		177♂ 75♀ 1⚥ 253
VI'''				1♂											3♂ 3♀ 6
VI''''													1♂		27♂ 10♀ 37
Σ	— —	— —	— —	1♂ – 1	45♂ 11♀ 56	6♂ – 6	75♂ 72♀ 147	17♂ 4♀ 21	48♂ 183♀ 231	38♂ 44♀ 82	2♂ 31♀ 33	2♂ 12♀ 14	25♂ 36♀ 61	19♂ 30♀ 49	Σ

Textfig. 15. Tabelle der Hinterflügelformeln mit der eingetragenen Stückzahl aller ♂♂ und ♀♀ von Arctia caja L.

der dazu gehörigen Kurve Textfig. 16 auch α_3 die Norm für das Männchen darstellt.



Textfig. 16. Tabelle der Hinterflügelformeln zur Darstellung der Verteilungs- und Anzahlkurven in bezug auf die Zeichnungselemente der Hinterflügel. Obere Kurve: Männchen und Zwitter [— u.], untere Kurve: Weibchen [—] aller Arctia caja L.

Bei den Weibchen liegen die Daten wieder etwas präzisierter. Wir finden die überaus größte Zahl der Weibchen in VI' γ 5. In γ 5 ist auch die Kurve der Textfig. 16 am höchsten. Zum Schluß lassen wir auch hier wieder die II. und III. Sonderung weg und finden auf Textfig. 14 *b* für Männchen und Weibchen die größte Zahl in VI'. Wir finden also auch hier bestätigt, daß die I. Sonderung präzisere Resultate gibt. Ziehen wir aus obigem das Mittel, so erhalten wir:

Normalmännchen: HZF = VI' α 3
Normalweibchen: HZF = VI' γ 5

Betrachten wir nun die auf den Kurventafeln eingezeichneten Übersichten des vorherrschenden Geschlechts an jedem Ort, so fällt uns der oben erwähnte Satz geradezu frappant in die Augen:

Die Weibchen neigen, in bezug auf die Vorder- und Hinterflügelzeichnung mehr zum Dunkelwerden, die Männchen mehr zur Aufhellung. Und zwar gilt das hier sowohl innerhalb der einzelnen Abteile α, β, γ, wie auch für die ganze II. und III. Sonderung.

Wir sehen aber auch hier, bei Fixierung des Normaltypus, daß die Männchen in vielen Varianten gleich häufig sind, d. h., ein Normaltypus für die Männchen ist nicht leicht zu finden. Das Normalweibchen aber läßt sich ganz präzise festlegen. Auf der schematischen Taf. XVIII ist der Hinterflügel einem Normalweibchen entnommen. Wiederholen wir nun nochmals unsere Befunde:

Die Vorderflügelzeichnung eines Normalmännchens ist ca. IV β 4.

Die Hinterflügelzeichnung eines Normalmännchens ist ca. VI' α 5.

Die Vorderflügelzeichnung eines Normalweibchens ist ca. IV γ 5.

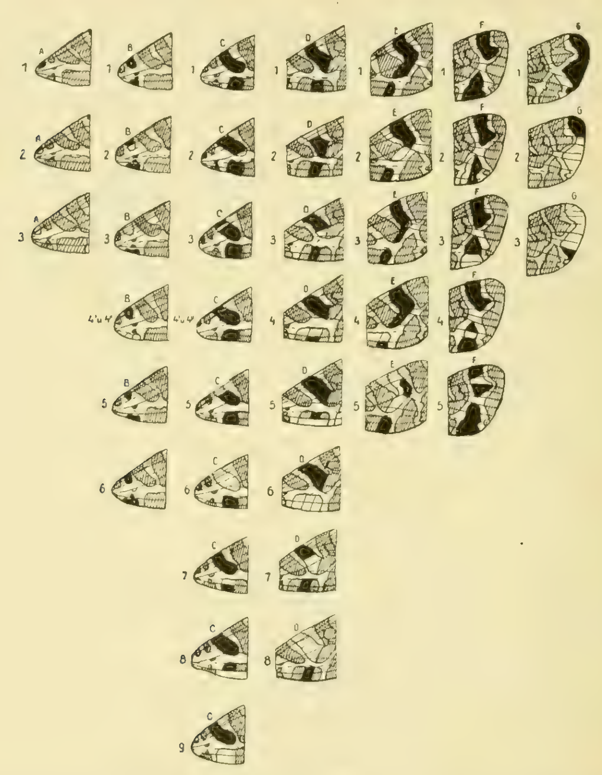
Die Hinterflügelzeichnung eines Normalweibchens ist ca. VI' γ 5.

Auf weitere Schlußfolgerungen aus der Taf. XXI kommen wir erst bei Besprechung der Korrelationserscheinungen zurück.

Wir haben bisher ausschließlich von der Oberseite der Flügelzeichnung gesprochen. Es ist aber von Interesse, auch die untere Seite zu berücksichtigen, zumal sie bei der Klassifizierung vollkommen außer acht gelassen wurde.

A. caja L. trägt, wie bekannt, die Flügel dachförmig übereinander, doch kommt es, wie ich häufig zu beobachten die Gelegenheit hatte, auch vor, daß der Falter beim Ruhen die Flügel aufklappt. In beiden Fällen ist die Unterseite der Vorderflügel und die Oberseite der Hinterflügel unsichtbar, denn die Hinterflügel werden von den Vorderflügeln verdeckt (vgl. auch später in Kapitel II, Abschnitt 2 b) die STANDFUSSsche Ansicht). Nehmen wir im Leben der A. caja L. auch nur die geringste Selektionswirkung an, so ist dieser am meisten die Oberseite der Vorderflügel ausgesetzt. Weshalb diese dennoch keine präzise Form angenommen hat, werde ich später im „Allgemeinen Teil" auseinandersetzen. Es käme ferner, aber in weit geringerem Maße die Unterseite der Hinterflügel für den selektiven Einfluß in Betracht; sodann deren Oberseite und am wenigsten die Unterseite der Vorderflügel. Die Hinterflügeloberseite ist aber dennoch viel präziser, wie ich oben nachwies, als die Oberseite — auch darauf komme ich später zurück. Ist die Unterseite der Vorderflügelzeichnung der Selektion gar nicht ausgesetzt, so unterliegt sie einerseits weniger der Ausbildung, d. h. sie bleibt primitiver, andererseits werden eventuelle Veränderungen nicht festgehalten, sondern können vollkommen richtungslos variieren (vgl. SCHRÖDER, L. N. 85). Der primitivste Fall ist die Zeichnungslosigkeit, der (über schmale Anlagen) die Längsstreifung folgt. Querstreifung dagegen oder auch schon der Anfang zu seitlicher Verschmelzung ist nach TH. EIMER (L. N. 10) und SCHRÖDER (L. N. 85) schon ein Stadium weiterer phylogenetischer Entwicklung. Es ist nun interessant, auf der Unterseite der Vorderflügel unseres Tieres diese Schlußfolgerung meist bestätigt, nie aber umgeworfen zu sehen. Bänder der Zeichnung, die auf der Vorderflügeloberseite wohlausgebildet sind, können unterseits oft ganz oder teilweise fehlen. Das Umgekehrte trifft niemals ein. Brücken und seitliche Verschmelzungen der Oberseitenzeichnung sind oft auf der Unterseite noch nicht gebildet. Das Gegenteil habe ich nicht beobachten können. Andererseits — wir sahen, daß die Vorderflügeloberseite eine sehr große Variationsfähigkeit hatte — und sehen nun, daß die Unterseite die Oberseite darin noch weit übertrifft. Ich habe auf Textfig. 17 die möglichen Varianten der Unterseitenzeichnung gegen die der Oberseite, für jedes Zeichnungsband einzeln angeführt und finde eine stattliche Anzahl. Bedenkt man nun, daß viele Varianten sich aus vorliegenden Einzelabänderungen kombinieren, etwa aus zwei oder drei, oder, wie

es oft geschieht, aus noch mehr, so ersieht man daraus leicht, daß, variiert erst einmal die Oberseite, die Unterseite über eine enorme und zwar vollkommen richtungslose Variationsbreite verfügt.



Textfig. 17. Schema der wichtigsten Variationen einzelner Zeichnungsflecke der Vorderflügel-Unterseite. NB. Obenan die häufigsten, unten die selteneren.

Zeichenerklärung:

□ = Fehlende oder stark aufgehellte Teile einzelner Bänder.

▨ = Unwesentliche Bänder, für den speciellen Fall.

■ = Das zu beobachtende vorhandene Band.

A, *B*, *C* . . . . . *G* = Bandbezeichnung.

1, *2*, *3* . . . . . = Reihenfolge der Varianten in bezug auf ihre Häufigkeit.

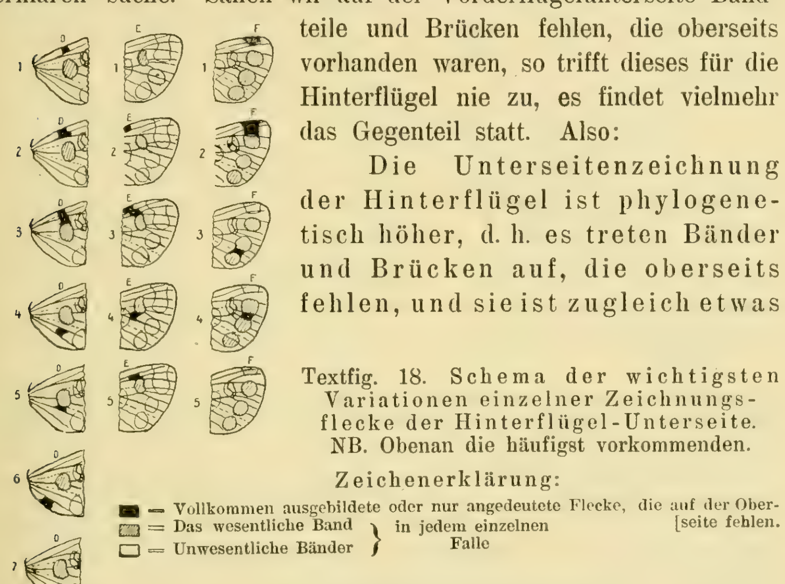
Bemerkung: Außer diesen Einzelfällen treten oft Kombinationen derselben auf. Einige in der Theorie mögliche Kombinationen treten wiederum in der Praxis nie auf, z. B. $E_5 + D_1 + C_1$ oder $G_3 + D_1 + D_6$ usw.

Die Unterseiten-Vorderflügelzeichnung ist also primitiver, d. h. es fehlen Bänder oder Brücken, die oberseits vorhanden sind und sie ist zugleich noch un-

begrenzter in ihrer Variationsfähigkeit als die Oberseite der Vorderflügelzeichnung.

Nach unserer vorherigen Betrachtung müßte die Unterseite der Hinterflügel phylogenetisch vorgeschrittener sein als die Oberseite, dabei aber auch eine geringere Variationsbreite haben als die Oberseite. Ersteres ist unbedingt der Fall, wie uns Textfig. 18 lehrt, letzteres aber nicht und liegt das daran, daß, wie ich eben erwähnte, die Oberseite der Hinterflügel selektiv stärker beeinflußt wird, aber in ganz anderem Sinne — im Sinne der Ausbildung von Schreckfärbung, wie ich im „Allgemeinen Teil“ zu erklären suche. Sahen wir auf der Vorderflügelunterseite Bandteile und Brücken fehlen, die oberseits vorhanden waren, so trifft dieses für die Hinterflügel nie zu, es findet vielmehr das Gegenteil statt. Also:

Die Unterseitenzeichnung der Hinterflügel ist phylogenetisch höher, d. h. es treten Bänder und Brücken auf, die oberseits fehlen, und sie ist zugleich etwas variationsfähiger als die Oberseite der Hinterflügelzeichnung, wenngleich in viel schwächerem Maße als dieses bei den Vorderflügeln zu konstatieren ist.



Textfig. 18. Schema der wichtigsten Variationen einzelner Zeichnungsflecke der Hinterflügel-Unterseite. NB. Obenan die häufigst vorkommenden.

Zeichenerklärung:

■ = Vollkommen ausgebildete oder nur angedeutete Flecke, die auf der Oberseite fehlen.
▨ = Das wesentliche Band } in jedem einzelnen Falle
□ = Unwesentliche Bänder }

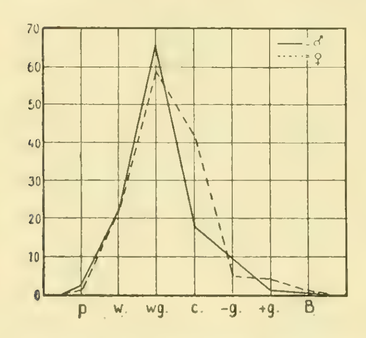
Vgl. Bemerkung auf Textfig. 12.

Mit diesem Résumé verlassen wir die Zeichnungsfrage der Flügel und wenden uns, eine Begründung auf weiter unten verschiebend, der Frage der Farbenvariation zu.

Auf Taf. XVIII sehen wir eine Reihe verschiedenster Farbentöne dargestellt, doch ist diese Skala noch immer nicht erschöpfend. Taf. XIX zeigt uns vielmehr noch mehrere andere extreme Fälle. Bei näherer Betrachtung der Färbung sehen wir, daß einzelne

Farbtöne stark schwanken, andere dagegen wenig. Dadurch bin ich gezwungen, jeden Farbenton einzeln zu betrachten[1]).

Wenden wir uns zunächst der Färbung der Vorderflügelgrundfarbenbänder — als der primitivsten — zu. Im Kapitel I: „Material und Methode" habe ich bereits gesagt, daß ich hierbei sechs Farbentöne unterscheide und diese sind auf Taf. XVIII dargestellt als; *p*, *w*, *wg*, *c*, *—g*, *+g*. Dazu zähle ich noch den Fall, wo der Grundton die Zeichnungsfarbe erreicht, respektive diese sogar an Dunkelheit übertrifft und bezeichne ihn mit *B* = braun. Ich unterscheide daher sieben Gruppen, aus denen ich eine Häufigkeitskurve, die einer eingipfeligen Galtonschen Variationskurve (L. N. 70 und 79) entspricht und auf Textfig. 19 für Männchen und Weibchen getrennt zur Darstellung kommt. Bei den Männchen erreicht die Kurve den Gipfel bei *wg* und fällt von hier aus nahezu symmetrisch zu beiden Seiten ab, eine Tatsache, die für viele Variationen gültig ist und im Queteletschen Gesetz seinen Ausdruck findet (L. N. 35, p. 23). „Quetelet erkannte" nämlich, „daß diese symmetrische Zahlenverteilung innerhalb der Variationsreihe eine große Ähnlichkeit mit der Verteilung hat, die man erhält, wenn man die binomische Formel $(a + b)^n$ ausrechnet: . . . Setzt man an Stelle der Buchstaben bestimmte Zahlen, z. B. a = 1 und b = 1, so ergeben sich



Textfig. 19. Häufigkeit des Vorkommens jeder einzelnen Formel für die Grundfarbe der Vorderflügel der Pilzschen A. caja L.

$$(a + b)^1 = 1 + 1$$
$$(a + b)^2 = 1 + 2 + 1$$
$$(a + b)^3 = 1 + 3 + 3 + 1$$
$$(a + b)^4 = 1 + 4 + 6 + 4 + 1$$
$$(a + b)^{10} = 1 + 10 + 45 + 120 + 210 + 252 + 210 + 120 + 45 + 10 + 1.$$

1) Um Mißverständnissen vorzubeugen, will ich von vornherein sagen, daß es unmöglich ist, jede Nuance einer Farbe, die vorkommt, genau zu präzisieren. Es wäre dieses auch absolut unnütz für vorliegende Betrachtungen. Ich habe daher einzelne, häufig vorkommende Farbentöne fixiert und schlage jede kleinere Abweichung dem ihr am nächsten liegenden Farbenton zu.

Es ergibt sich also eine ganz symmetrische Verteilung der Zahlen um ein Mittel .... Diese nun ausführlich gezeigte Gesetzmäßigkeit in der Verteilung der Varianten auf die Variationsreihe nennt man das QUETELETsche Gesetz."

Verfolgen wir nun weiter unsere Untersuchungen: Die weibliche Kurve erreicht auch bei *wg* ihre volle Höhe, ist jedoch auch bei *c* noch recht hoch, während hier die Männchen bereits sehr gering an Zahl sind. Nach dem QUETELETschen Gesetz können wir schließen, daß das scharfe Sinken der weiblichen Kurve bei $-g$, wahrscheinlich infolge des nicht genügend großen Untersuchungsmaterials, stattfindet (es sind in dieser Kurve ja nur die der PILZschen Sammlung angehörigen A. caja berücksichtigt). Und tatsächlich, nehme ich noch die Tiere meines gesamten übrigen Materials, welche $-g$ aufweisen, dazu, so finde ich insgesamt, d. h. mit den PILZschen: 30 Weibchen und 21 Männchen, d. h. die Weibchen sind in dem Grundfarbenton der Vorderflügel, der mit $-g$ bezeichnet ist, in der Überzahl. Stellen wir nun eine kleine Tabelle auf:

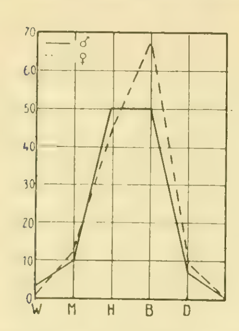
Vorderflügelgrundfarbenton	*p*	*w*	*wg*	*c*	$-g$	$+g$	*B*
Vorwiegendes Geschlecht an jedem Ort	♂	—	♂	♀	♀ [1]	♀	♀

Daraus erkennen wir wieder, da von *p* zu *B* der Farbton immer dunkler wird, daß: die Weibchen mehr zum Dunkelwerden neigen, die Männchen mehr zum Hellerwerden; in diesem Fall also zum Primitiveren, auch in bezug auf den Grundfarbenton der Vorderflügel.

Ferner können wir einerseits aus dem verhältnismäßig steilerem Abfall der Kurve für Männchen und Weibchen nach *p* zu und dem flacheren, allmählicheren nach *B*, allerdings fürs erste noch recht unsicher schließen: Sowohl Männchen wie Weibchen scheinen langsam mehr und mehr nach der Verdunkelung der Vorderflügelgrundfarbe hin zu variieren.

Sehen wir nun zu, wie weit diese beiden Schlüsse sich auf andere Zeichnungsteile erstrecken lassen und nehmen wir als nächstes Untersuchungsmerkmal die Zeichnungsfarbe der Vorderflügel. Diese ist in ihren Nuancen durch fünf feste Schemata fixiert, wie uns Textfig. 20 zeigt, d. h. sie variiert weniger

als die Grundfarbe. Das ist erklärlich, denn aus dem dunkelbraun kann phylogenetisch nicht mehr viel entstehen (in aufsteigender Linie), höchstens noch schwarz.



Textfig. 20. Häufigkeit des Vorkommens jeder einzelnen Formel für die Zeichnungsfarbe der Vorderflügel der Pilzschen A. caja L.

Ehe wir die Kurve auf Textfig. 20 ins Auge fassen, wollen wir sie auf Grund des gesamten übrigen Materials korrigieren. Wir finden sie dadurch in allen Punkten klarer werdend, d. h. die Differenzen zwischen der Anzahl der Männchen und der der Weibchen werden stärker. Nur an zwei Stellen tritt eine Änderung ein, die aber schon nach dem QUETELETschen Gesetz zu erwarten ist: Die Anzahl der Männchen unter *H* nimmt stärker zu als unter *B* und in noch höherem Maße unter *M*. Hier haben wir insgesamt 56 Männchen und 46 Weibchen, d. h. die Männchen überwiegen. Die höchste Stelle erreicht die männliche Anzahlkurve bei der Variante *H*, die weibliche bei *B*.

Nun stellen wir wieder eine Tabelle zusammen:

Vorderflügelzeichnungsfarbe	*W*	*M*	*H*	*B*	*D*
Vorwiegendes Geschlecht für jeden Ort der Kurve	♂	♂[1]	♂	♀	♀

Wir sehen also: Auch in bezug auf die Farbe der Vorderflügelzeichnung strebt das Weibchen zum Dunkeln, das Männchen mehr zum Hellen.

Betrachten wir alsdann die Kurve selbst in bezug auf ihren Abfall zu beiden Seiten des Maximums, so sehen wir: Männchen und Weibchen scheinen in bezug auf die Vorderflügelzeichnungsfarbe der helleren Variante zuzustreben, denn die Variationsbreite der helleren Varianten ist größer als die der dunkleren.

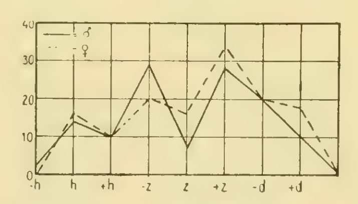
Vereinigen wir unsere Resultate in bezug auf die Färbung der Vorderflügel beider Geschlechter in einen Satz, so folgt:

1) Die Nichtübereinstimmung an dieser Stelle mit der Kurve Textfig. 19 ist soeben erklärt worden. Die Resultate der anderen Nuancen ändern sich nicht durch Hinzuziehung des übrigen A. caja-Materials, es steigern sich sogar die Differenzen.

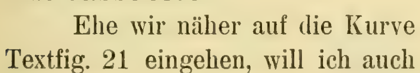
Der Vorderflügel der A. caja L. strebt, analog einer Vervollkommnung der Zeichnung, in der Farbe des Grundes wie der Zeichnung zur Einfarbigkeit, d. h. die Grundfarbe wird dunkler, die Zeichnungsfarbe heller; es tendieren also beide Geschlechter zur Aufhebung der Kontraste. Und zwar wird die gemeinsame Farbe eines solchen annähernd einfarbigen Tieres für die Vorderflügel etwa *H* bis *B* sein, d. h. eine relativ helle Nuance der Zeichnungsfarbenvariation.

Und tatsächlich, A. caja ab. futura Fr. und ähnliche, auf die ich später noch eingehe (z. T. auf Taf. XIX, Fig. 9—12 abgebildet) sind Tiere mit diesem Merkmal, sie haben einen einfarbig braunen Vorderflügel, der aber in seiner Farbe nie die Dunkelheit *D*, und sehr selten die von *B* erreicht. Weitaus die größte Zahl entspricht der Formel H. Allerdings kommt es vor, daß gerade das Grundfarbenband dunkler wird, d. h. *B* erreicht und somit in dem Farbenkontrast eine Umkehrung vorliegt (z. T. an Fig. 12 sichtbar).

Sehen wir nun zu, wie sich diese Fragen für die Hinterflügel gestalten und fassen wir zunächst die Grundfarbe der Hinterflügel ins Auge: Ich habe acht präzise Nuancen für die Farbe wählen müssen, um einigermaßen genaue Resultate erzielen zu können, d. h. in bezug auf die Grundfarbe der Hinterflügel hat A. caja L. eine große Variationsbreite.



Textfig. 21. Häufigkeit des Vorkommens jeder einzelnen Formel für die Grundfarbe der Hinterflügel der Pilzschen A. caja L.



Ehe wir näher auf die Kurve Textfig. 21 eingehen, will ich auch diese an der Hand des gesamten Materials korrigieren. An fast allen Orten festigt sich das Verhältnis der Anzahl der Männchen und Weibchen, d. h. die Differenzen werden größer, aber stets im selben Vergleichssinne, das soll heißen: Wo einmal ein Geschlecht das andere überwiegt, da wird dieses Überwiegen noch stärker. An den Stellen ($+h$ und $-d$), wo Männchen und Weibchen an Anzahl gleich sind, regelt sich die Kurve wie folgt: Bei $+h$ kommen auf 137 Männchen 108 Weibchen. Bei $-d$ kommen auf 34 Männchen 53 Weibchen, d. h. bei $+h$ überwiegen die Männchen, bei $-d$ — die Weibchen. Eine wirkliche Änderung der Kurve tritt nur bei *h* ein. Wenn jetzt die Weibchen

überwiegen, wird bei Hinzuziehung des ganzen Materials das Verhältnis der Männchen zu den Weibchen = 107 : 76, d. h. die Männchen überwiegen stark. Die höchste Stelle der männlichen Kurve ist doppelt: einmal bei $-z$ und einmal bei $+z$. Auch die weibliche Kurve ist zweigipfelig und zwar bei $+z$ und bei $-d$, jedoch läßt sie sich auch als eingipfelig ansehen, da dazwischen kein Abfall steht, nur ist der Gipfel breit. Das scharfe Tal der männlichen Kurve bei z ist dadurch zu erklären, daß z eine Übergangsnuance ist. In der GALTONschen Kurve aber werden solche Übergänge nicht berücksichtigt. Unsere gewöhnliche Tabelle würde nun lauten:

Hinterflügelgrundfarbe	$-h$	h	$+h$	$-z$	z	$+z$	$-d$	$+d$
Vorwiegendes Geschlecht an jedem Orte der Kurve	♂	♂ [1])	♂ [1])	♂	♀	♀	♀ [1])	♀

Auch in bezug auf die Grundfarbe der Hinterflügel tendiert das Weibchen mehr zur Verdunkelung, das Männchen zur Aufhellung.

Bei Betrachtung der beiden Kurven auf ihren beiderseitigen Abfall hin sehen wir: Bei beiden Geschlechtern ist die Tendenz zur weiteren Fortbildung noch richtungslos, da die Kurve der Hinterflügelgrundfarbe mehrgipfelig ist und zugleich asymmetrisch.

Die Zeichnung der Hinterflügel zeigt eine doppelte bis dreifache Färbung. Es sind noch nicht scharf ausgeprägte, aus den Bändern hervorgehende Augenflecke: oft mattschwarze, häufiger mit noch einem kleinen Blauschillerfleck darauf. Manchmal wird das Ganze von einem gelben Rande umsäumt. Dieser Rand variiert in der Farbe fast gar nicht, wohl aber in seinem Vorkommen und seiner Breite. Ich betrachte deshalb die Hinterflügelzeichnung in doppeltem Sinne: einmal in bezug auf das Vorhandensein und die Intensität des Blauschillers, das andere Mal in Bezug auf den Gelbrand.

In bezug auf den Blauschiller habe ich eine vierfache Einteilung machen müssen, die, da sie vollkommen genügt, uns zeigt, daß die Variationsbreite eine geringe ist. Das kommt daher, daß der schwarze, matte Unterton selbst so gut

1) Vergl. Fußnote auf p. 456.

wie gar nicht in seiner Farbe variiert und daher vernachlässigt werden konnte; der Blauschiller variiert faßt nur in seiner Ausdehnung und wurde daher nur auf diese hin untersucht.

Ein Vergleich der Kurve Textfig. 22 mit den Befunden aus dem Gesamtmaterial erhöht zwar die Differenzen, aber ändert weiter nichts an ihnen. Wir sehen hier das Maximum der Männchen in *bw*, das Maximum der Weibchen in *bs* (resp. auch *bw*). Originell, und unseren früheren Befunden vielleicht widersprechend, ist das Vorwiegen der Weibchen bei *s*. Nach der Korrektur hätten wir hier 103 Weibchen und 79 Männchen. Doch liegt das daran, daß unter *s* alle die Tiere fallen, deren Hinterflügel fast einfarbig sind und zwar schwarzbraun. Allerdings kann man oft, und zwar vorzugsweise bei Weibchen, einen schwachen Blauschiller (resp. violettblauen) erkennen, doch ist er von mir fast nie berücksichtigt worden. Zählen wir diesen trotzdem in die Rubrik *bw*, so erhalten wir in *s* 68 Weibchen und und 67 Männchen, d. h. es ist hier eine gleiche Anzahl beider Geschlechter vorhanden. Unsere Tabelle also wäre:

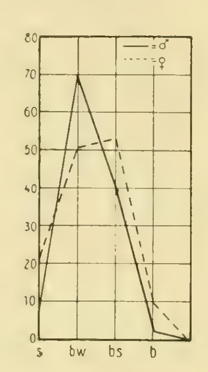


Fig. 22. Häufigkeit des Vorkommens jeder einzelnen Formel für die Zeichnungsfarbe der Hinterflügel der Pilzschen A. caja L.

Hinterflügelzeichnungsfarbe	*s*	*bw*	*bs*	*b*
Vorwiegendes Geschlecht an jedem Ort der Kurve	—[1]	♂	♀	♀

Danach ist also folgender Schluß möglich: Die Weibchen neigen eher zum starken Blauschiller als die Männchen, können jedoch mit diesen gleich oft ganz ohne Schiller vorkommen, falls wir solche mit ganz schwachem Blauschiller nicht dazuzählen.

Da die Kurve nach *b* zu weniger steil abfällt, können wir sagen: A. caja strebt danach, den Blauschiller in beiden Geschlechtern in seiner Intensität zu erhöhen.

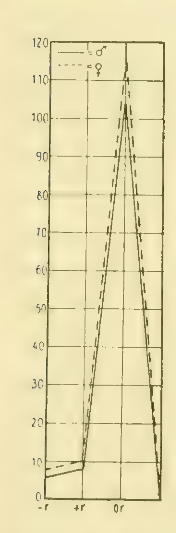
Zuletzt nun wenden wir uns der gelben Umrandung der Hinterflügelzeichnungsbänder zu, die nur in bezug auf ihre Breite,

1) Vgl. Fußnote auf p. 456.

nicht auf ihre Farbe von mir in drei Kategorien geteilt wird. Ein Blick auf Textfig. 23 zeigt uns, daß eine solche gelbe Umrandung recht selten ist, denn die Majorität aller A. caja entspricht der Formel *or*, d. h. ohne Rand: Die Weibchen streben also etwas mehr dazu, den Gelbrand zu vergrößern als die Männchen. Falls eine Variation eintritt, scheint eine nach Bildung von Gelbrand gerichtete zu dominieren.

Hinterflügelgrundfarbe	— *r*	+ *r*	*or*
Vorwiegendes Geschlecht an jedem Ort der Kurve .	♀	♀	♀ wenig ausgeprägt

Diese Resultate werden bestärkt durch Hinzuziehung des gesamten Materials (in der Tabelle): Ziehen wir nun aus diesem allen, insbesondere in bezug auf die Färbung der Hinterflügel, den gemeinsamen Schluß: Beide Geschlechter tendieren nach stärkerer Ausbreitung der einzelnen Farben, wobei die Hinterflügelgrundfarbe eine enorme Variationsbreite, und zwar eine richtungslose aufweist. Am stärksten haben die Weibchen die Tendenz zu variieren. Wir können kurz sagen: Die Kontraste erhöhen sich in den Varianten mit Ausnahme in rein melanistischen Formen. Also:



Textfig. 23. Häufigkeit des Vorkommens jeder einzelnen Formel für den Gelbrand der Hinterfl.-Zeichnung der Pilzschen A. caja L.

Während die Vorderflügel Kontraste zu verwischen streben und nach Einfarbigkeit, etwa in dem Farbton *B* neigen, tendieren die Hinterflügel, zur schärferen Ausprägung der Kontraste. In dieser Tendenz scheint eine weibliche Präponderanz vorzuliegen.

Es erübrigt noch mitzuteilen, inwiefern die Unterseite der Flügel von der Oberseite derselben abweicht: Im allgemeinen ist kein großer Unterschied vorhanden; der noch zu besprechende dagegen findet seine Erklärung, wie ich schon für die Zeichnung der Unterseite auseinandersetzte (vgl. p. 451) in der verschiedenen

Weise der selektiven Anpassung. Die Grundfarbe der Vorderflügelunterseite ist fast dieselbe wie oberseits. An Stellen, wo häufig oberseits Brücken auftreten, sehen wir unterseits auch solche angedeutet, jedoch nicht in der Farbe der Vorderflügeloberseitenzeichnung, sondern in der Hinterflügeloberseitengrundfarbe, d. h. gelb bis rot. Weil, wie wir früher sahen, Brücken ein, phylogenetisch gesprochen, vorgeschritteneres Stadium sind, zugleich aber die Vorderflügelunterseite primitiver als die Oberseite ist — können wir schließen: Da die oberseits gut ausgebildeten Brücken braun sind, die unterseits oft fehlen, wenn aber vorhanden, so gelb bis rot sind, so ist gelb bis rotes Pigment das primitivere und braun bis schwarzbraun das phylogenetisch neuere. Diese Folgerung deckt sich mit den Resultaten auf chemisch-physikalisch-physiologischem Gebiete. Man vgl. die Arbeiten darüber von: M. v. Linden (L. N. 38), O. Prochnow (L. N. 79), Dr. E. Fischer (L. N. 21), Dr. Urech (L. N. 112), Th. Eimnr (L. N. 8) u. a. m., über die ich weiter unten kurz referiere.

Die Zeichnung der Vorderflügelunterseite ist viel matter, was z. T. von einer weniger dichten Beschuppung herrührt. Die Grundfarbe der Hinterflügelunterseite hat zwar den gleichen Ton wie die Oberseite, ist jedoch weitaus heller und matter. Diese Farbe ist überhaupt die am wenigsten intensive am ganzen Tier. Die Zeichnung der Hinterflügelunterseite endlich ist auch matter als die der Oberseite und heller als die Unterseitenzeichnungsfarbe der Vorderflügel, desgleichen fehlt ihr der Blauschiller. Ordnen wir diese Befunde nach der Intensität der Farbe, so erhalten wir:

Vorderflügeloberseite — die intensivsten Farben.
Hinterflügeloberseite — weniger intensiv, aber kontrastreicher.
Vorderflügelunterseite — schon weit matter.
Hinterflügelunterseite — am mattesten.

Diese Reihe zeugt dafür, daß die Wirkung des Lichtes, wie Wood, Poulton (L. N. 78), Wiener (L. N. 1, II, p. 860—867) meinen, photochemisch das Pigment beeinflussen kann. Dieses erscheint einem nicht unmöglich, wenn man an die Lagerung der Flügelanlagen in der Puppe zur Zeit der Pigmentierung denkt.

Nun will ich noch mitteilen, zu welchen Schlüssen ich bei der Durchsicht des mir in zuvorkommendster Weise zur Verfügung gestellten Standfussschen Temperaturmaterials der A. caja kam.

Außer einem reichen Material von Temperaturtieren der verschiedensten Lepidopteren-Arten hat Prof. Standfuss eine Kollektion A. caja, aus typischen Aberrationen bestehend, die aus Massenversuchen stammen. Diese Kollektion allein will ich besprechen, da sie fast genau dieselben Schlüsse zu ziehen erlaubt, wie Prof. Standfuss' übriges Material, auf welches ich allerdings später noch z. T. zu sprechen komme.

Das Material, mit dem Prof. Standfuss arbeitete, stammt meist aus der Schweiz und die Normaltiere, d. h. die, die nicht durch Temperaturen beeinflußt wurden, sind sich alle sehr ähnlich[1]).

Aus der Tabelle p. 464 u. 465 ersehen wir das Normaltier. Es variiert wenig: u. a. tritt γ für die Vorderflügel und α' für die Hinterflügel nie auf. Die Vorderflügel haben nach der I. Sonderung nur die Formeln II'', III''' oder IV — die Hinterflügel stets VI'. In bezug auf detailierte III. Sonderung allerdings ist die Schwankung größer. Für die Vorderflügel gilt: 2, 4, (4) und 5, für die Hinterflügel 3, 4 und 5. Die Durchschnittsformeln für die Standfussschen Normaltiere im Gegensatz zu meinen theoretisch gefundenen Normaltieren sind somit:

Normale	Schweizer Typus	Theoretischer Typus
Männliche Vorderflügel . . .	II'' β (2—4)	IV β 5
Weibliche Vorderflügel . . .	III''' β 4	IV γ 5
Männliche Hinterflügel . . .	VI' γ 3—β 4	VI' α 3
Weibliche Hinterflügel . . .	VI' γ (4—5)	VI' γ 5

Wir sehen hier wieder: Das Männchen ist unpräziser, das Weibchen bestimmter. Durchweg sind aber die Schweizertiere etwas dunkler als der Normaltypus meiner Tiere, die in ihrer großen Majorität aus dem Norden stammen.

1) Um nicht wieder eine Unmenge Kurven und Tabellen zeichnen zu müssen, habe ich als Beleg der folgenden Kritik mein Hauptprotokoll darüber auf Tabelle p. 464 u. 465 wiedergegeben und hoffe, daß sie hiermit zur Genüge bewiesen ist, zumal ich vorher die Art und Weise wie ich die Registrierung vornahm, genau definierte. Außerdem habe ich auf Textfig. 24 durch Zeichnungen nachgewiesen, daß die Veränderungen, denen A. caja unterliegt in analoger Weise auch auf andere Tiere der Arctiidengruppe anzuwenden sind.

Die Vorderflügelzeichnungsfarbe variiert von *H* bis *D*. Für die Männchen ist *B*, für die Weibchen *D* und *H* vorherrschend. Die Hinterflügelzeichnungsfarbe ist für Männchen und Weibchen durchweg *bs*, bald mit *or*, bald mit $-r$. Die Grundfarbe der Vorderflügel ist für Männchen und Weibchen $= wg$, die der Hinterflügel $+h$, $-z$ und z, und zwar bei Männchen die hellere, bei Weibchen die dunklere Möglichkeit. Die Unterseite der Vorderflügel variiert nicht, die der Hinterflügel wenig anders als die Oberseiten, indem über der Ader II die Bänder D' und E' quer verschmelzen. (Alle diese Resultate hätten wenig wert, wenn ich sie nur aus den 10 mir vorliegenden Tieren hätte ziehen können. Prof. Standfuss sagte mir aber, diese wenigen gerade seien typische Tiere aus den tausenden, mit denen er gearbeitet.) Wir sehen, daß auch in der Färbung im Durchschnitt die Schweizer Tiere heller sind (mit Ausnahme vielleicht der Vorderflügelzeichnung und Hinterflügelzeichnung), denn vergleichen wir:

A. caja L.	♂	♀	♂	♀
Merkmal	Schweizertier		Normaltier	
Vorderflügelgrundfarbe .	*wg*	*wg*	*wg*	*wg*, *c*
Vorderflügelzeichnungsf.	*B*	*D*, *H*	*H*	*B*
Hinterflügelgrundfarbe .	$+h$, $-z$	$-z$, z, $+z$	$-z$, z, $+z$	$+z$, $-d$
Hinterflügelzeichnungsf.	*bs*	*bs*	*bw*	*bs*, *bw*
Gelbrand	$-r$, $+r$, *or*	$-r$, *or*	*or*	*or*

Also: Die Grundfarben sind fast eindeutig heller bei den Schweizer Tieren, die Zeichnungsfarben dieselben oder dunklere. Daraus schließen wir: Die Schweizer Tiere sind kontrastreicher als der Normaltypus und, da diese Tiere aus den Züricher Landen stammen, wird wohl das warme Klima für die lebhaftere Zeichnung zur Verantwortung gezogen werden können, vgl. darüber Dorfmeisters Sätze, die diesen Schluß bestätigen:

Dorfmeister (L.N. 1, II, p. 777—781), der mit Vanessen experimentierte, erzeugte bei + Temperaturen helle, lebhaft gefärbte, bei — Temperaturen dunkle und trübe Formen. A. caja ändert durch + Temperaturen die rotgelbe Grundfarbe der Hinterflügel in mennigrot, durch — Temperaturen in ockergelb.

Ich wende mich nun den Kälteversuchen zu, die Prof. Standfuss mit Puppen dieser Tiere anstellte. Aus der Tabelle p. 464 u. 465

Auszug aus dem Hauptprotokoll, enthaltend die Beschreibung der Prof. STANDFUSSschen Arctia caja L.-Collection, welche aus seinen Temperatur-Experimenten resultierte.

Laufende Nummer	Geschlecht ♂	Geschlecht ♀	Behaarung	Schulterblatt	Leibzeichnung	Größe in mm	Vorderflügel Grundfarbe	Zeichnungs-farbe	Formel der Oberseite	Formel der Unterseite	Hinterflügel Grundfarbe	Zeichnungs-farbe	Formel der Oberseite	Formel der Unterseite	Experimentnotizen
1198	♂	—	+	0	5	37	*wg*	*D*	IV β 4	dto	*z*	*bs, or*	VI' γ 3	D'E'	Normales Schweizer Tier (vgl. Text)
1199	—	♀	+	1	6	39	*wg*	*D*	III''' β 4	dto	*z*	*bs, or*	VI' γ 4	D'E'	
1200	♂	—	+	0	5	34	*wg*	*B*	II'' β 2	dto	+ *h*	*bs, — r*	VI' γ 4	D'E'	
1201	—	♀	+	1	4	38	*wg*	*D*	IV β 4	dto	*z*	*bs, or*	VI' γ 4	{ VI' γ 5 D'E'	
1202	♂	—	+	0	5	34	*wg*	*B*	II'' β 5	dto	+ *h*	*bs, or*	VI' γ 3	D'E'	
1203	—	♀	+	1	5	38	*wg*	*B*	IV α 2	dto	— *z*	*bs, — r*	VI' γ 5	D'E'	
1204	♂	—	+	0	5	35	*wg*	*B*	III' α 2	dto	+ *h*	*bs, — r*	VI' β 3	{ VI' γ 3 D'E'F'	
1205	—	♀	+	1	5	38	*wg*	*H*	III''' β 4	dto	*z*	*bs, — r*	VI' γ 5	D'	
1206	♂	—	+	0	4	33	*wg*	*H*	II'' β (4)	dto	— *z*	*bs, or*	VI' β 4	D'E'F'	
1207	—	♀	+	1	5	38	*wg*	*H*	III''' β 4	dto	+ *z*	*bs, or*	VI' γ 5	D'	
															Kälteexperimente.
1208	♂	—	1	0	5	32	*w*	*B*	III''' γ (4)	dto	+ *z*	*s, — r*	VI'' α 5	dto	E. L. IX. 1899 Zürich — 40 Tage in + 5° C (vgl. Text)
1209	—	♀	1	0	6	37	*w*	*B*	II'''' β (4)	dto	+ *z*	*bw, — r*	VI'' β 5	dto	
1210	—	♀	1	0	(4)	37	*w*	*B*	III''' γ (4)	dto	+ *z*	*s, + r*	VI'' γ 5	dto	
1211	—	♀	1	0	7	35	*w*	*B*	II'' γ 4	dto	— *z*	*s, + r*	VI' γ (5)	D'	E. L. IX. 1902 Bern — 56 Tage in + 5° C (vgl. Text)
1212	♂	—	1	0	5	29	*w*	*B*	IV γ (2)	dto	— *z*	*s, or*	VI'' β 5	dto	
1213	—	♀	1	1	(5)	33	*w*	*B*	II'''' γ 6	dto	— *z*	*bw, — r*	VI'' γ 5	dto	
1214	♂	—	+	1	(4)	30	*w*	*H*	II'' γ 6	dto	— *h*	*bs, or*	VI'' β 5	dto	E. L. X. 1897 Bern — 65 Tage in + 8° C (vgl. Text)
1215	—	♀	+	1	5	37	*w*	*H*	IV γ (6)	dto	— *h*	*bs, or*	VI' β 5	{ VI' γ 5 D'E'F'	
1216	♂	—	+	0	5	34	*w*	*H*	II'' β 3	— c	+ *h* + *R!*	*bs, — r*	VI' γ 5	D'E'F'	E. L. X. 1900 Zürich — 60 Tage in + 5° C (vgl. Text)
1217	♂	—	+	0	(4)	33	*w*	*H*	II'' β 3	— c	+ *h* + *R!*	*bs, — r*	VI' γ 3	D'E'	

Frostexperimente.

1218	♂	—	+	0	(3)	34	*w*	*H*	III'''β7	dto	+ *z*	*bs*, — *r*	VI'β(5)	VI'γ(5)	E. L. IX. 1899 Zürich } 5 mal je 2h in — 5° C (vgl. Text)
1219	♂	—	+	0	(4)	33	*w*	*H*	II''γ5	dto	+ *z*	*bs*, *or*	VI'γ(5)	D'E'	
1220	♂	—	+	0	5	30	*w*	*H*	I'γ5	dto	*z*	*bw*, *or*	VI'γ4	D'E'	do.
1221	—	♀	1	1	6	33	*w*	*H*	0γ5	dto	+ *h*	*bs*, + *r*	IVγ5	D'E'	E. L. IX. 1897 Zürich } 3 mal je 4h in — 7° C (vgl. Text)
1222	—	♀	1	0	6	34	*w*	*H*	0γ5	dto	+ *h*	*bs*, + *r*	VI'γ5	D'	
1223	♂	—	1	1	(5)	33	*w*	*H*	II''γ5	dto	+ *h*	*bs*, + *r*	VI'γ5	D'	
1224	♂	—	+	0	(4)	34	*w*	*H*	IVα2	dto	— *z*	*bw*, — *r*	VI''γ3	D'E'	do. } 2 mal je 8h in — 9° C (vgl. Text)
1225	—	♀	+	2	6	40	*wg*	*H*	IVβ3	dto	— *z*	*bw*, *or*	VI''γ5	D'E'	
1226	—	♀	1	2	5	35	*w*	*H*	II''''γ(6)	dto	— *z*	*bs*, + *r*	VI''γ5	VI''γ(5)	

Wärmeexperimente.

1227	♂	—	1	4	3	34	*w*	*H*	III'α3	dto	*wg*	*bw*, *or*	VI''α3	VI''β3	(ähnlich aber, Wiskotti) } E. L. VIII. 1896 Zürich. 72h in + 34° C (vgl. Text)
1228	—	♀	1	4	3	34	*wg*	*M*	IVβ2	dto	*h*	*bw*, — *r*	VI'α4	VI'β4	
1229	♂	—	+	1	(5)	33	*w*	*D*	IVα3	dto	*h*	*bs*, *or*	VI''α3	dto	
1230	—	♀	1	4	(5)	35	*wg*	*H*	IVα2	dto	*h*	*bs*, *or*	VI''''α(1)	VI''α3	E. L. VIII. 1896 Zürich. 72h in + 34° C (vgl. Text)
1231	♂	—	+	4	4	33	*wg*	*H*	IVα2	dto	+ *h*	*s*, *or*	VI''α3	dto	
1232	—	♀	+	2	4	38	*wg*	*H*	II''α2	dto	— *z*	*bw*, *or*	VI''α4	dto	
1233	♂	—	1	2	4	31	*wg*	*H*	IVα2	dto	— *z*	*bs*, — *r*	VI''α3	dto	
1234	—	♀	1	4	4	37	*wg*	*H*	IVα2	dto	— *z*	*bw*, *or*	VI''''α(1)	VI''α3	
1235	♂	—	+	2	4	36	*wg*	*B*	IVβ5	dto	+ *h*	*bw*, + *r*	VI''α3	VI''β3	
1236	♂	—	+	1	4	32	*w*	*H*	III'β4	dto	*h*	*bs*, + *r*	VI''α3	VI'β3	E. L. VIII. 1896 Zürich. 24h in + 37° C (vgl. Text)
1237	♂	—	+	1	5	33	*w*	*H*	III'β4	dto	*h*	*bs*, — *r*	VI'α3	VI'β3	
1238	—	♀	1	4	5	37	*w*	*H*	III'β4	dto	*h*	*bw*, + *r*	VI'α4	VI'β4	

Hitzeexperimente.

1239	—	♀	1	0	6	32	*w*	*H*	0γ5	dto	+ *z*!	*bw*, + *r*	VI'β5	dto	E. L. IX. 1901 Zürich. 2 × 2½h in + 42°,5 C (vgl. Text)
1240	—	♀	1	1	7	33	*w*	*H*	1''γ(4)	dto	+ *h*	*bs*, *or*	V'γ5	dto	
1241	—	♀	—	1	6	35	*w*	*B*	0γ5	dto	+ *z*	*bs*, + *r*	V'γ(5)	dto	
1242	—	♀	1	1	6	32	*w*	*B*	II''γ(6)	dto	+ *z*	*bs*, — *r*	VI'γ6	dto	
1243	♂	—	1	0	4	31	*w*	*B*	II''γ(2)	dto	+ *z*	*bs*, + *r*	VI'β5	dto	
1244	—	♀	+	1	6	38	*wg*	*H*	II'γ3	dto	— *d*	*bs*, — *r*	VI'γ5	dto	
1245	—	♀	+	1	6	35	*w*	*H*	IVγ2	dto	— *d*	*bs*, + *r*	VI'γ(5)	dto	
1246	—	♀	1	1	7	37	*w*	*H*	I'γ5	dto	— *z*	*bw*, *or*	VI'γ5	dto	
1247	—	♀	+	1	5	38	*w*	*H*	0γ6	dto	+ *h*	*bw*, — *r*	VI'γ5	dto	

ersehen wir, daß die Vorderflügelzeichnung dabei zu verschmelzen beginnt, die Hinterflügel aber sich aufhellen, bei Männchen und Weibchen in ähnlicher Weise. Je länger die Kälte wirkt, desto dunkler werden die Vorderflügel, umgekehrt verhalten sich die Hinterflügel. Anders, aber viel klarer und präziser ist die Variabilität der Farbe. Die Zeichnungsfarbe der Vorderflügel wird mit zunehmender Kälte heller, d. h. aus *B* wird *H*, die Grundfarbe reagiert schon auf kürzere Kälteexposition dadurch, daß aus *wg* — *w* wird, d. h. auch sie wird heller. Die Grundfarbe der Hinterflügel wird mit zunehmender Kälte heller, bis bei langandauernder Exposition (z. B. 65 Tage in + 8° C) das rot schwindet und gelb allein standhält. Bei weniger langer, aber etwas größerer Kälte (z. B. 60 Tage in + 5° C) verteilt sich das dunkle Pigment ungleichmäßig über den ganzen Hinterflügel und dieser erscheint rußig. Ferner schwindet bei kurzer Kälteexposition das blau (bei längerer Exposition erscheint es wieder). Der gelbe Mackelrand wird intensiver. Kurz:

In dem Kältetier ist zwar die Zeichnung mehr nach seitlicher Verschmelzung gerichtet, die Bänder aber werden zugleich zarter und schmäler, so daß das Tier einen weitaus helleren Eindruck macht als der Normaltypus. Band *G* geht z. T. verloren. Auch die Farben werden heller und nähern sich — besonders auf den Hinterflügeln — der A. flavia L. D. h. die Farben sind gelb statt rot, schwarz statt blau. Analog anderen Versuchen scheint eine kurze scharfe Exposition mehr zu wirken sls eine lange, wenn auch intensivere. Interessant ist das übermäßige Auftreten dunklen Pigments in Form einer staubartigen Berußung des ganzen Hinterflügels.

Wenden wir uns nun den Frostvarianten zu oder besser Aberranten, denn wir sehen hier eine weitaus größere Variabilität ohne Übergänge: Zunächst sehen wir, namentlich bei Weibchen, eine bedeutende Verschmelzung der Vorderflügelbänder eintreten, und zwar am meisten bei öfter wiederholten mäßigen Frostgraden, weniger bei nur zweimal wiederholten stärkeren und fünfmal wiederholten schwachen. Es scheint hier vielleicht eine ganz gewisse Intensität der Kälte mit einer gewissen Häufigkeit der Funktionsstörung für diese Richtung der Aberration maßgebend zu sein. Allerdings wäre in Betracht zu ziehen, in wieweit das empfindliche Stadium der Puppe getroffen worden ist. Die Hinterflügel haben sich meist nur dadurch aufgehellt, daß der Fleck E_2 (2) geschwunden ist.

Die Farben haben sich auf dem Vorderflügel in bezug auf das Normaltier analog den Kältetieren aufgehellt. Statt *wg* tritt *w* ein. Die Zeichnungsfarbe ist aber durchweg heller, d. h. *H*. Die Hinterflügelgrundfarbe bleibt ziemlich normal und nur der Gelbrand um die Augen nimmt zu.

Im ganzen können wir sagen: Bei kurzer Exposition tritt eine starke Verschmelzung der Zeichnung ein, — bei längerer gleichzeitig eine Verschmälerung der Bänder. Die Zeichnung selbst wird manchmal verzerrt und besonders Band *G* fehlt an vielen Stellen. Ein Gelbwerden der Hinterflügelfarbe ist nur andeutungsweise zu konstatieren, dagegen bleibt der Blauschiller fast unverändert.

Ich wende mich nun den durch Wärme erzielten Varianten zu. Hier sehen wir z. T. das Gegenteil der Kälteformen. Die volle Flügelzeichnung wird weniger kompakt, d. h. seitliche Verschmelzungen beginnen zu schwinden, zugleich werden die Bänder ungeheuer schmal, so daß sich das Verhältnis der Breite der Zeichnungsbänder zu der der Grundfarbenbänder umkehrt. Ganz auffallend schwinden die Zeichnungselemente der Hinterflügel, so daß die Tiere der Zeichnung nach der var. Wiskotti stark ähneln. Die Grundfarbe der Vorderflügel wird fast gar nicht verändert; und nur wenig und nicht durchweg heller wird die Zeichnungsfarbe. Die Grundfarbe der Hinterflügel hellt sich auf, ohne aber von rot in gelb überzugehen, sondern sie wird rosa und im extremsten Fall (s. die Tabelle p. 465, Nr. 1227) *wg*, wie die der Vorderflügel, d. h. vollkommen ähnlich der var. Wiskotti. Das Blau ist relativ selten und in wenig ausgeprägtem Maße vorhanden, ebenso der Gelbrand. Bei stärkerem Einfluß allerdings ist das Blau wieder hervortretender und auch der Gelbrand deutlicher. Wir sagen: Die Wärmetiere sind bei schwächerem Einfluß der Temperatur normal hell, bei stärkerem aber löst sich die Zeichnung auf, namentlich auf den Hinterflügeln. Auf den Vorderflügeln kann A_1, $B_{1,3,4}$ und $G_{3,4}$ total schwinden. Die Farben hellen sich auch auf: Auf den Hinterflügeln wird das Rot zu rosa bis weißlichgelb, nie aber so intensiv gelb, wie bei Kälteformen; auch tritt nie eine Berußung auf.

Es bleibt uns nun noch übrig, die Hitzeformen zu besprechen, die oft denen des Frostes sehr ähneln. Die Zeichnung der Vorderflügel wird, wie auch die der Hinterflügel, aber in stärkerem Maße, breit und massig und neigt stark zu seitlicher Verschmelzung. Die Vorderflügelgrundfarbe wird hell, die der Zeichnung auch,

aber weniger. Die Grundfarbe der Hinterflügel wird stark dunkelrot mit oft gut entwickeltem Blauschiller und Gelbrand. Im ganzen läßt sich noch bestätigen, daß die mit + Temperaturen beeinflußten Tiere leuchtendere Farben und klarere, schärfer umrandete Zeichnung haben als die mit — Temperaturen behandelten.

Wenngleich diese Beobachtung an einer geringen Individuenzahl gemacht wurde, so gewinnt sie doch bedeutend an Wert, wenn man bedenkt, daß das dazu benutzte Material, wie Prof. STANDFUSS mir sagte, klare Typen der Varianten sind, die aus einer in die tausende gehenden Menge von Tieren gewonnen wurden. Zudem sehen wir, das der Normaltypus, d. h. der, der keinen Versuchen unterworfen wurde, stärker und vielseitiger variiert als die Temperaturvarianten. Daraus können wir ohne weiteres schließen, daß solche Versuche, jeder für sich in seiner Weise, die Tendenz haben, annähernd gleiche, für jeden Versuch typische Varianten hervorzurufen. Nicht einverstanden können wir uns mit der in der Einleitung wieder gegebenen FISCHERschen Variationskurve erklären und ebenso nicht mit den eindeutigen Schlüssen, die aus den bisher genannten Versuchen gezogen wurden, insofern beide — alle einzelnen Merkmale in gleicher Weise — einem gemeinsamen gleichen Gesetz unterworfen sind. Ich füge hier noch die Textfig. 24 bei, um zu zeigen, daß Veränderungen, die wir bei A. caja sahen, in analoger Weise, bei gleichen Bedingungen, auch bei anderen Arten der Arctiidengruppe zu bemerken sind. Die Modelle dieser Zeichnungen entstammen der STANDFUSSschen Sammlung.

Wir sehen klar und deutlich, daß jedes Merkmal für sich: Zeichnung und Farbe, einzelne Farben und Bänder in ihrer Intensität und Ausdehnung, Vorder- und Hinterflügel usw. verschieden auf dieselben Einflüsse reagieren [1]). Dennoch muß ich aber nochmals in kurzen Sätzen obige Befunde wiederholen, sonst lassen sie sich, im Text wenigstens, zu schwer überschauen. Die folgenden Abkürzungen bedeuten:

VZ = Vorderflügelzeichnung
VGrf = Vorderflügelgrundfarbe
VZf = Hinterflügelzeichnungsfarbe
HZ = Hinterflügelzeichnung

1) Ich verzichte hier auf eine graphische Darstellung. Eine solche wäre wohl möglich, aber lange nicht so übersichtlich als das Protokoll auf p. 464 u. 465 selbst.

HGrf = Hinterflügelgrundfarbe
HZf = Hinterflügelzeichnungsfarbe
Grd = Gelbrand.

Durch Kälte wird die *VZ* seitlich verschmolzen, wozu bei langer Exposition ein Schmälerwerden der Binden hinzukommt. Die *VGrf* wird hell, *VZf* etwas weniger, aber bei längerer Exposition auch deutlich. Die *HZ* verliert oder reduziert einige Bänder, sie wird also heller. Die *HGrf* wird bei kurzer Exposition wenig geändert oder etwas rötlicher. Bei langer Exposition aber grellgelb und es tritt eine Pigmentüberflutung ein, als wenn der Flügel berußt wäre. Die *HZf* verliert bei kurzer Exposition den Blauschiller, gewinnt ihn aber wieder bei längerer Exposition. Der *Grd* wird etwas stärker.

Textfig. 24.

Durch Frost:

VZ wird wesentlich verschmolzen, mit breiten Bändern, und reduziert sich bei starkem Einfluß. *VGrf* wird meist hell. *VZf* wird durchweg hell. *HZ* wird hell bei längerer Exposition oder stärkerem Einfluß. *HGrf* bleibt normal, *HZf* bleibt fast normal und *Grd* nimmt zu.

Durch Wärme:

VZ bleibt meist normal, aber mit wesentlich verschmälerten Bändern. *VGrf* bleibt normal, bei höherer Temperatur wird sie heller. *VZf* wird meist heller, *HZ* wird wesentlich heller, *HGrf* desgleichen, aber geht von rot mehr nach weißgelb über, ohne das grelle Gelb der Kälteformen zu erreichen und ist nie berußt. *HZf* verliert meist den Blauschiller, *Grd* wird schwankend, mangelhaft ausgebildet oder bleibt normal.

Durch Hitze:

VZ wird sehr verschmolzeu bei breiten Bändern und reduziert sich niemals. *VGrf* und *VZf* werden hell, *HZ* nnd *HGrf* werden dunkel, letztere bis dunkelrot ($-d$), *HZf* bleibt meist normal und *Grd* ist meist gut ausgebildet.

Es mag ferner die nachfolgende kleine Tabelle diese Resultate, zwar wenig genau, aber doch übersichtlich, veranschaulichen.

b) Befunde anderer Forscher.

Aus Mangel an genügender eigener Erfahrung sind mir eigene Zucht- und Temperaturversuche nur bedingt gelungen, und gestatten mir nicht, mich auf sie berufend, sichere Schlüsse zur Klärung der Variabilitätsursache zu ziehen. Ich will daher Resultate von Versuchen anderer Forscher und die Schlüsse, die diese daraus gezogen, hier durchsprechen und die meinigen nur als Ergänzung zum Schlusse dieser Arbeit besprechen. Auf diese Weise, d. h., indem ich nur das als annähernd sicher anerkenne, was von allen genannten Forschern in gleicher Weise gefunden worden ist, hoffe ich am korrektesten vorzugehen. Ich muß deshalb auf einige grundlegende Arbeiten genauer eingehen, trotzdem sie vielleicht schon gut bekannt sind.

Zunächst wenden wir uns den Temperatureinflüssen zu, um durch sie die Ursachen der so immensen Variation von Zeichnung

und Farbe, abgesehen von eventuell selektiven Einflüssen, auf die ich im allgemeinen Teil zurückkomme, zu ergründen.

Wie ich in Bachmetjews wundervollem Werke (L. N. 1, I, II) finde, sind schon bis 1907 diese Fragen aufgeworfen worden und oft glaubte man triftige Gründe für das Reagieren auf künst-

Resultate der Standfussschen Temperaturexperimente mit Arctia caja.

Spezielles	Frost			Kälte			Wärme			Hitze		
Flügelmerkmal	Intensif	Mittel	Wenig	Intensif	Mittel	Wenig	Wenig	Mittel	Intensif	Wenig	Mittel	Intensif
VZv	+	++	+	++	++	+	○	○	○	++	++	++
VZbr	—	+	+	—	○	○	○	—	—	○	○	+
VGrf	—	—	○	— —	— —	—	○	○	—	—	— —	— —
VZf	— —	—	—	— —	—	—	○	—	—	—	—	— —
HZ	— —	—	○	○	—	—	—	—	—	○	+	+
HGrf	○	○	○	— (Gelb ↗, Ruß ↖)	—	○	—	—	— —	+	++	++
HZf	○	○	○	○	○	—	○	—	—	—	○	○
HGr	+	+	○	+	+	○	○	○	○	○	+	+
						Normal	Normal					

Zeichenerklärung:

— = Abnahme eines speziellen Merkmals
+ = Zunahme eines speziellen Merkmals
○ = Indifferenz eines speziellen Merkmals

v = Quere Verbreitung der *VZ*.
b = Breite der *VZ*.

lichen Einfluß entdeckt zu haben. Zunächst eruierte Frederic Merrifield (L. N. 64, L. N. 1, II, p. 388), daß je höher die Temperatur (+ 26,7 ° bis + 32 ° C), desto größer die Zunahme des „pallor", d. h. des Brauns der Vorderflügel besonders am Außenrande, wo es fein gesprenkelt wurde (vgl. das Tier auf Taf. XIX,

Fig. 12). Nach STANDFUSS (L. N. 106, p. 236—283) ergaben Männchen und Weibchen bei A. fasciata u. a. verschiedene Resultate, wenn die Eier bei +34°, die Raupen und Puppen bei +25° C gehalten wurden und zwar: Es wurden die Männchen heller, d. h. die schwarze Zeichnung wurde reduziert, besonders am basalen Drittel der Vorderflügel, während bei den Weibchen gerade hier eine Zunahme der Verdunkelung eintrat.

Sehr viele Versuche stammen von C. FRINGS (L. N. 27, L. N. 1, II, p. 426) 1897. Er setzte A. caja-Puppen in erhöhte Temperatur (+6° bis 10° C) und erhielt bei einer Exposition von:

14—21 Tagen: 95% Falter ohne gemeinsame Abweichung,

28 Tagen: 85% Falter, wobei das weiße Mittelfeld schwarz wurde,

35 Tagen: 75% Falter, ebensolche und eine Aberration confluens,

42 Tagen: 60% Falter mit zeichnungslosem Mittelfeld,

49 Tagen: 20% Falter mit weißem Außenrande.

Ähnliche Resultate erhielt er mit A. caja im Jahre 1898 (L. N. 28), und zwar nach gleichen Voraussetzungen wie oben, bei einer Exposition von:

45 Tagen: 35% Falter mit zeichnungslosem Mittelfeld,

55 Tagen: 10% Falter mit weißem Außenrande = ab. schulzei.

Im Jahre 1900 suchte FRINGS die Wirkung von intermittierenden Temperaturen von —15° bis —20° C zu ergründen (L. N. 29). Er fand bei Expositionen der Puppen von A. caja bei —8° bis —15° (resp. —20° C), daß alle Falter starben. Er versuchte deshalb so tiefe Temperaturen zu meiden und erhielt:

Expos. 22 Tage: +1° bis 3°: Zunahme von weiß auf den Vorderflügeln, Zunahme der Hinterflügelflecke.
„ 4mal 1½ Stunden in 0° bis 1°: weiß nimmt etwas zu (selten)
„ 6mal 3 Stunden in —1° bis —2°: Hinterflügel zart rosenrot.
„ 6mal 2 Stunden in —3° bis —4°: weiß schwindet oder nimmt am Vorderflügelaußenrand zu = ab. schulzei.
„ 5mal 2 Stunden in —5° bis —6°: 50% Falter und zwar 1. ab. confluens, 2. ab. futura Fickert.

Im Jahre 1901 (L. N. 30) fand er bei

36 Stunden-Expos. in +35° ab. confluens.
48 „ „ „ +33° Vorderflügel ab. schulzei, Hinterflügel gelblich.

24 Stunden-Expos.	in	+ 37°	ab. futura.
48 „	„	„	+ 38°	ähnlich ab. schulzei.
36 „	„	„	+ 39°	confluens bis futura.
6 mal 4 „	„	„	+ 40°	normal.
6 „ 1 „	„	„	+ 41°	keine confluens.
6 „ 1 1/2 „	„	„	+ 42°	confluens bis futura.
6 „ 1 „	„	„	+ 43°	ab. confluens.
6 „ 2 „	„	„	+ 44°	Vdfl. ab. futura.

Im Jahre 1902 (L. N. 31,) arbeitete er mit Call. dominula und erhielt bei 24 h Exposition in + 39° Tiere mit gelblicher Überstäubung des Weiß.

Im Jahre 1903 (L. N. 32) erhielt er bei einer 56 Tage dauernden Exposition von A. caja in + 7° ab. schulzei und ab. futura, und glaubt, daß folgende Falter ganz analog aberrieren: Call. dominula, A. hebe, A. vilica, A. aulica, A. flavia usw.

Von A. purpurea erhielt er in 42 tägiger Exposition in + 6°: große schwarze Hinterflügeldecke und auf den Vorderflügeln Querbinden.

Ähnliche Resultate ergaben Versuche aus den Jahren 1903—1905 (L. N. 33).

Auch Dr. PAULS (L. N. 1, II, p. 438) experimentierte mit A. hebe und erzielte ähnliches.

E. FISCHER (1901) setzte 41 Puppen von A. caja — 8° aus (L. N. 19) und erzielte, besonders bei Männchen, eine starke Verschmelzung von braun auf den Vorderflügeln. Zu nennen wären noch im BACHMETJEW (L. N. 1, II) angeführte Arbeiten von O. SCHULZ (p. 464), O. SEIFERT (p. 464) und die Arbeit von H. FEDERLEY (L. N. 16) u. a. m.

Ehe ich auf noch einige Arbeiten detaillierter eingehe, will ich hier eine im BACHMETJEWschen Werke angegebene Übersicht wiedergeben:

Erhöhte Temperatur + 39° (L. N. 1, II).

A. caja = Tiere werden heller nach MERRIFIELD (p. 778) und nach DORFMEISTER (p. 877).

Aus A. caja entsteht ab. futura und ab. schulzei nach FRINGS (p. 779).

Aus A. flavia entsteht ab. obscura Lorez nach FRINGS (p. 779).

Erniedrigte bis Kältetemperatur.

Aus A. caja werden dunklere Tiere nach MERRIFIELD (p. 779).

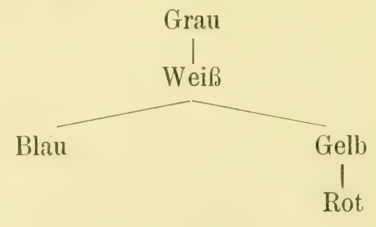
Aus A. caja entstehen 1. ab. confluens, 2. ab. schulzei und 3. ab. futura nach FRINGS (p. 780).

Frosttemperaturen (— 10° bis — 12°).

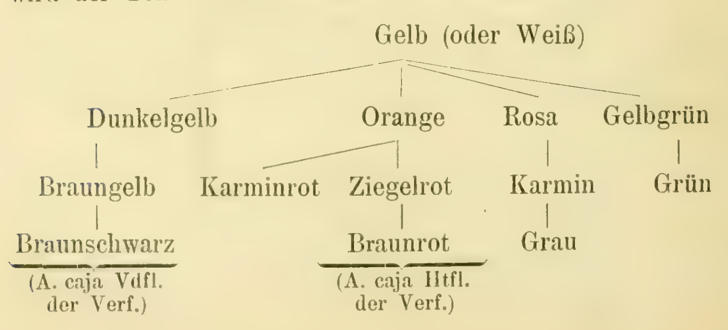
Aus A. caja entstehen ab. schulzei, ab. confluens und ab. futura nach FRINGS (p. 782) und FISCHER (p. 808).

Warum bei diesen Daten viel Widerspruch zu finden ist, wird sich später unten klären. Nun möchte ich noch einige andere Forscher nennen, wie z. B.:

OSKAR PROCHNOW (L. N. 79). Dieser sagt u. a. die Imago werde durch Puppen-Temperatur-Expositionen beeinflußt und zwar: 1. die Zeichnung — durch lange Exposition und 2. die Farbe — durch solche kurze, die nahe vor dem Schlüpfen einsetzt. Das schwarze Pigment geht ans anderen hervor, da der Puppe keine Stoffe mehr zugeführt werden. Diese Umwandlung muß zu Anfang des Puppenstadiums eingeleitet werden, zu einer Zeit, wo von einer eigentlichen Rekapitulation der phylogenetischen Stadien nicht die Rede sein kann. Sie geht in atavistischer Richtung vor sich, unter besonders starker Entwicklung des schwarzen Pigments, als einer direkten Wirkung des äußeren Reizes. Arktiiden weisen im Norden weniger lebhafte Farben auf als im Süden. Es bildete sich der Übergang der Farben von Nord nach Süd wie folgt:



Nach M. v. LINDEN (L. N. 54) tritt ontogenetisch ebenfalls erst gelb, dann rot auf. Anfangs findet man ausschließlich rotes Pigment (in der Imago) und zwar im Epithel, im Darm und in seinen Exkrementen. Je höher die Oxydation ist, desto dunkler wird der Ton. Es wird daher durch Wärme aus:



M. STANDFUSS sagt u. a. (L. N. 106): Der Grad der Abweichung geht parallel der Entwicklungshemmung. Derselbe fand außerdem (L. N. 108, L. N. 1, II, p. 421), daß normalerweise rot ontogenetisch zuerst auftritt (was ich, der Verfasser, auch in bezug auf das phylogenetische Auftreten schon oben bemerkte). Es folgt sodann rotbraun und zuletzt schwarzbraun. Setzte er Vanessa urticae- oder polychloros-Puppen einer Temperatur von -10^0 bis -12^0 aus, so trat die Ausfärbung sehr spät ein, dann aber schnell. In diesem Falle allerdings schwarz vor rot und rotbraun. Es entstanden schwarze Aberrationen.

Ferner nach M. v. LINDEN (L. N. 54): Alle höheren Lepidopteren sind dunkler als tieferstehende[1]). Bei Hemmungen werden gehemmt nur die roten und rotbraunen Pigmente, die ontogenetisch früh vorherrschten. Bei Frost und Hitze (vgl. STANDFUSS oben) erfolgt infolgedessen eine scheinbare Umkehrung, denn die Tiere werden schwarz — noch vor rot und braun. Im Gegensatz zu Frost und Hitze bewirkte Kälte die Konservierung von rot, während Wärme dieselbe sogar erhöhte aber weder Kälte noch Wärme erzeugten schwarzes Pigment. Alle Wärmevorgänge sind nach BACHMETJEW (L. N. 1, I, vgl. auch seine Plasmatheorie, die in der Einleitung wiedergegeben ist) Erhöhungen des Stoffwechsels, wozu noch die direkte Wirkung der Temperatur auf den roten Farbstoff addiert werden muß. Hitze und Frost bewirken Stoffwechselstörungen. Kälteformen, durch Hitze erzielt, sind wohl die Folge von Austrocknung. Bei Frost aberrieren nur einzelne Falter, wegen der individuellen Widerstandskraft und Regenerationsfähigkeit der erfrorenen Säfte, bei Wärme und Kälte variieren alle Tiere gleichgerichtet (STANDFUSS[2])). Hitze macht die Gewebe sauerstoffarm und kohlensäurereich, analog dem Frost, daher sind sich die Aberrationen solcher Versuchstiere ähnlich [LINDEN[3])]. Alle die Lebenstätigkeit der Puppen störenden Reize ergeben Temperaturformen. Schwache Hemmungen — Kälteformen, starke — Hitze- und Frostformen. So z. B. beim Firnissen der Puppe, Elektrisieren, Zentrifugieren, Schnüren usw. (FISCHER, L. N. 21, M. v. LINDEN, L. N. 57, URECH, L. N. 112, DORFMEISTER u. a.). Gesteigerter Stoffwechsel ergibt Wärmeformen. In der Natur kommen Hitzestörungen öfter als Froststörungen vor.

1) Es sind somit die zu dunkleren Varianten mehr neigenden Weibchen von A. caja wohl fortschrittlicher als die Männchen (der Verf.).
2) L. N. 108.
3) L. N. 58.

Dr. Chr. Schröder (L. N. 85) erkennt Rückschlagsformen nur in sehr beschränktem Maße an, wenigstens lange nicht in so ausgedehntem wie Fischer.

E. Fischer (L. N. 22) meint, daß die Unterseite der Lepidopterenflügel bei gleicher Zeichnung deswegen heller ist, weil die Sonne weniger photochemisch wirkt. Schröder (L. N. 89), unterstützt von M. v. Linden (L. N. 55) und Oskar Schulz (L. N. 1, II) meint aber, daß eine „Durchfärbung“ stattfindet, denn manchmal ist die Unterseite klarer (z. B. E. oblongata Thnbg.). Er meint, wie auch ich, daß die gleiche Ausbildung der Ober- und Unterseite das Primäre und jede Veränderung infolge „Schutzanpassung“ das Sekundäre ist. Die lebhaftere Farbe der Oberseite erklärt er nicht als Folge der Lichtbestrahlung, sondern als Anpassung an das Wärmebedürfnis des Trägers (vgl. Einleitung).

Chr. Schröder (L. N. 85) leitet die Zeichnung der Lepidopteren von Längsstreifen ab. Es folge dann Maschenzeichnung und dann Querzeichnung. Nach M. v. Linden liegt aber vor der Längsstreifung noch ein Stadium, bestehend aus feinen Strichelchen und Pünktchen, die die Adern entlang ziehen, wogegen Schröder einige Gegenbeweise anführt. Nach ihm sind ferner die Längsadern Träger der Pigmente. Die Übertragung dieser auf die Flügelschuppen erfolge disosmotisch (Fischer und Urech, L. N. 113 behaupten dasselbe, wie auf p. 440 bemerkt), so daß die Adern nur einen bedingten Einfluß auf die Zeichnung haben. Denn schneidet man eine Ader durch, so färbt sich der der direkten Zufuhr beraubte Teil, wenn auch blasser, doch typisch. Auch die internervale Querzeichnung ist nicht ausschließlich an die Queradern gebunden.

Bevor ich auf eine andere Schrödersche Arbeit eingehe, muß ich über einige der wesentlichsten Arbeiten Dr. E. Fischers einiges sagen. In einer Arbeit des Jahres 1895 (L. N. 20) machte dieser Temperaturversuche mit Vanessen, welche folgende Resultate ergaben: Bei Kälte trat eine Verdichtung des Schwarz ein und eine Reduktion des Blau. Bei Wärme wurde beides reduziert. Annehmend, daß auch bei den Faltern das biogenetische Grundgesetz wirke, schließt er, daß durch diese Temperaturwirkungen oft phylogenetisch ältere Stadien fixiert werden, da eine Funktionsstörung eine Fertigentwicklung hindere. Mäßige Temperaturen, sagt er, seien phylogenetisch für den Organismus nicht dagewesene, und es bildeten sich in seinen Versuchen, bei Anwendung von

diesen, neue Formen, die jedoch „spontan" auch früher vorgekommen sein dürften, ja eventuell auch neue Varianten gebildet haben. Diese Resultate wurden von FISCHER selbst ergänzt und vervollständigt im Jahre 1896 (L. N. 21).

Hier betont er ausdrücklich, nicht die Temperatur wirke, sondern die Hemmung und stellt auf dieser Basis seine bekannte „Hemmungstheorie" (vgl. Einleitung) auf. Über die ontogenetische Farbenreihenfolge sagt er zunächst: jeder Embryo ist anfangs albinotisch; erst später treten Farben auf und zwar der Reihe nach: weiß, gelb, rot, braun und schwarz. Die Vorderflügel färben sich später aus als die Hinterflügel (vgl. STANDFUSS, p. 475 und LINDEN, p. 474 dieser Arbeit). Er erzielte bei Van. atiopa vollkommen „gehemmte" Vorderflügel, d. h. weiße. Auch FISCHER findet keinen direkten Zusammenhang, weder zwischen Adern und Zeichnung oder Tracheen, (die mit den Adern divergieren) und Zeichnung — noch mit dieser Divergenz und der Zeichnung. FISCHER will, wohl um seine Hemmungstheorie zu festigen, die ontogenetische Farbenreihenfolge nicht auch der phylogenetischen gleich setzen, wodurch er manchmal heftigen Widerspruch erregt (vgl. CHR. SCHRÖDER, L. N. 88). Daher gilt seine Hemmungstheorie, wo die Hemmung phylogenetisch ältere Stadien fixiert, wohl für Kälte- und Wärmeversuche, nicht aber für Frost- und Hitzeformen. Dazu sagt WEISMANN (L. N. 117): Wärme erzeugt sowohl helle wie dunkle Formen; das liegt an der Konstitution der Art. Die Richtung weiß-schwarz braucht aber keine phylogenetische zu sein. FISCHER will in Frost- und Hitzeformen Miocänrekapitulationen sehen, eine gewagte und wohl kaum zu stützende Hypothese. Weiter beschränkte er das biogenetische Grundgesetz nur auf die Form, nicht aber auf die Kompliziertheit der Zeichnung. An der Hand des Erscheinens von schwarzem Pigment meint FISCHER, daß die Ausfärbung von der Wurzel beginnt und saumwärts fortschreitet. Hier kann ich ihm beistimmen, denn fast 60% aller meiner Tiere sind wurzelwärts dunkler in der Farbennuance als saumwärts, und je höher der Typus, desto mehr ist diese Erscheinung bemerkbar. Ferner sagt FISCHER: Durch hohe Wärme wird ein ontogenetisches, nicht ein phylogenetisches Stadium gehemmt, z. B. bei Schuppenbildung. Hohe Wärme und Kälte wirken identisch, wie z. B. Winter- und Sommerschlaf, Vertrocknung und Erstarrung. URECH wie FISCHER weisen nach, daß ein- und dieselbe Farbe verschiedene Zusammensetzung in chemischem Sinne haben kann. Daher ist es erklärlich.

daß das Pigment oft von den Adern, oft aber in den Interkostalräumen sich verbreitert. Tritt der zweite Fall ein, dann sind die chemischen Kräfte (in den Interkostalräumen) mächtiger als der mechanische Widerstand der Membran. Daher haben Intercostalflecke eine enorme Widerstandskraft gegenüber denen, die von den Adern ausgehen (vgl. auch meine obigen Ausführungen p. 440).

In einer späteren Arbeit Dr. E. Fischers (L. N. 22, *a*, *b*, *c*) sucht dieser seine Hemmungstheorie und die Ergebnisse aus seinen Temperaturversuchen noch weiter zu klären. Hier stellt er dann auch seine Kurve der Varianten jeder Temperatur auf (vgl. die Kurve p. 414 in der Einleitung).

Hier spricht er sich auch über die rätselhafte *C*-Form aus. Er sagt: „Die Form *C* ist durch Kälte nicht zu erzielen; sie ist eine Folge besonderer Reaktion der Puppe auf den Wärmeeinfluß; sie ist etwas Neues, Zukünftiges. Ferner stützt Fischer seine Hemmungstheorie mit der Tatsache der wechselnden Entwicklungsdauer. Während Standfuss die Entwicklungsdauer erst vom Zeitpunkt nach der Exposition an berechnet, tut es Fischer für die ganze Zeit, d. h. inkl. Expositionsdauer. Danach findet er die größte Hemmung bei Kälte und Wärme ($+36^0$ bis $+41^0$ C), nicht aber bei Hitze, wie Standfuss meint. Er kommt zum Schluß: „Die Temperaturen verlangsamen den metamorphotischen Prozeß und hemmen ihn auf den betreffenden Stadien derart, daß nur die ersten Rekapitulationen sich anlegen.“ Er meint, daß gleich am Anfang zwei sehr verschiedene Stadien gebildet werden: Erst das Stadium D_1, dann B_1, und daß die D_1-Formen früher als Arten existiert hätten als die B_1-Formen. Danach spricht er die B_1-Formen als Eiszeit-, die D_1-Formen als Miocäntypen an. (Th. Eimer [L. N. 8] sagt besser statt Miocän „voreiszeitliche Epoche“).

Nach Fischer können gleichwertige Reize (ihrer Intensität nach) die gleiche Reaktion der Puppen hervorrufen (Wärme wie Kälte), es liege das also an der spezifischen Reaktionsfähigkeit der Puppe. Nach Standfuss aber (L. N. 106) üben zwar mäßige Kälte und Wärme denselben Reiz aus, aber einen anderen als Frost und Hitze, d. h. die Reaktion auf die ersteren liegt außerhalb der Puppe. Die B-Formen sind nach Fischer nördliche (bzw. Eiszeit-) Typen und können im Süden nur als Neubildungen auftreten. Die D-Formen sind hochentwickelte fortschrittliche Bildungen oder Formen der ferneren Zukunft (Aberrationen). Standfuss dagegen trennt beide: Variationen und Aberrationen scharf (vgl. Einleitung und L. N. 108).

Variationen (B) hält er für erdgeschichtliche Typen, progressive, rezent-klimatische oder regressive Aberrationen (D), aber reine individuelle Farbenanomalien, die nie waren und nie sein werden. Er sagt:

1. D-Formen entständen durch Hitze und Frost, B- und C-Formen nur durch eines von beiden.

2. Bei D-Experimenten aberrieren nur 2 % aller Falter, bei B- und C-Experimenten das gesamte Material.

3. Bei B- und C-Tieren gibt es eine bestimmte Aberrationsrichtung aller Tiere. Bei D-Tieren keine, sondern sie divergieren bis zum Gegensatz.

4. Hohe und tiefe Temperaturen ergeben gleiche Aberrationen, auch wenn die Temperaturgrade nicht konstant sind. Erst bei weniger extremen Temperaturen macht sich eine eventuelle Inkonstanz der Grade bemerkbar.

Fischer aber will keinen prinzipiellen Gegensatz zwischen B- und D-Formen anerkennen und sagt daher: Da B-Formen erdgeschichtlich sind, müssen es auch die D-Formen sein, und zwar ältere z. B. Miocänformen. Ferner glaubt Fischer an eine männliche Präponderanz, d. h. das Männchen eile dem Weibchen in der Umbildung voraus (im Gegensatz zu meiner Behauptung).

Ich komme jezt zu einer Arbeit Dr. Chr. Schröders (L. N. 88), die obige Ausführungen einer scharfen Kritik unterzieht. Auf Grund der Fischerschen Versuchstabelle weist der Verf. zahlreiche Fälle nach, die eben der Fischerschen Hypothese direkt widersprechen und die Variationskurve illusorisch machen. Auch daß die B-Formen Eiszeitformen wären, hält Schröder nur als unbewiesene persönliche Meinung des Verf. Wohl will er sie als Rückschläge, nicht aber als primäre Formen anerkennen. D. h., daß dieselben Formen sich durch hohe wie niedrige Temperaturen erzeugen lassen, erklärt sich durch die gleichsinnige Hemmung und dadurch, daß die Puppe auf die der Intensität nach gleichen Reize ganz gleich reagiert. Daher dürfen Temperaturformen nicht ohne weiteres als phylogenetisch ältere Formen (Miocän, Eiszeit) aufgefaßt werden. Ein Rückschlag wird sich vielleicht auf einzelne Zeichnungselemente erstrecken, eine Überflutung der rezenten Flügelfärbung mit schwarzen Pigment sein, nie aber die ursprüngliche Gesamtzeichnung wiedergeben. Auch will Schröder die D-Formen nicht als Zukunftsformen anerkannt wissen.

Es ist ferner eine Arbeit Dr. Th. Eimers (L. N. 8) zu beachten, in der er einige für uns wichtige Ansichten über die Zeichnung darlegt. Er und Escherich haben folgende Thesen aufgestellt:

1. Die primitivste Zeichnung ist die Längsstreifung, es folgt Fleckzeichnung, diese geht über die Querstreifung zur höchsten und zugleich wieder primitivsten Einfarbigkeit über.

2. Die Übergänge zwischen den einzelnen Stufen sind unbeständig. Die Vertreter der vier reinen Typen aber sehr konstant. (Der letzte Satz gilt nach Eimer nicht überall.)

3. Die Längsstreifung erhält sich am längsten. Neues rückt von hinten nach vorne vor[1]).

4. Die Stellung der Mackel (bei mir Bänder) steht in Beziehung zur Lage der Haupttracheenstämme.

Alle diese vier Sätze fand Eimer an Papilioniden bestätigt. In bezug auf die Zeichnung der Unterseite sagt Eimer:

1. Daß die Oberseite der Unterseite gleich ist, finden wir sowohl bei niederen Lepidopteren, z. B. Papilio, als auch bei hohen, z. B. Danaiden.

2. Bei verschiedener Ausbildung der oberen und unteren Seite steht die Unterseite fast stets auf niederer Stufe. Oft überträgt die Oberseite ihre Eigenschaften auf die Unterseite (vgl. das früher über die Brückenbildung Gesagte).

3. Auf der Unterseite schreiten die Vorderflügel oft den Hinterflügeln voran, seltener umgekehrt.

4. Für die Oberseite gilt dieser Satz im entgegengesetzten Sinne.

5. Divergierende Entwicklung ist sehr selten (vgl. auch Fischer, p. 123).

Was die phylogenetische Farbenreihe anbetrifft, die Eimer aufstellt, so ist sie fast die gleiche wie die M. v. Lindens, respektive O. Prochnowsche oben angeführte ontogenetische Farbenskala, und zwar lautet sie: wobei

a = weiß, grau oder graubraun;
b = lehmfarben oder mattgelb;
c = braun, rotbraun, mattbraun, gelbrot, braunrot oder schwarz;
d = schwefelzitronengelb, rotgelb, gelbrot, leuchtendrot oder blau;
e = blau, grün, blauviolett, schwarz.

a
|
b
c d e

1) Dieser letzte Satz läßt sich an meinem Material kaum halten (d. Verf.).

Weiter sagt EIMER: Häufig ist eine supero-inferiore Entwicklung. Meist liegt eine Präponderanz des Männchens vor oder die Oberseite beim weiblichen Flügel ist identisch der Unterseite der männlichen Flügel, in bezug auf Entwicklungsstadien, während die Oberseite der männlichen Flügel weit vorgeschrittener ist. (Wieweit dieser Satz für A. caja zutrifft, setze ich später auseinander.) In einer anderen Arbeit EIMERS (L. N. 11) spricht er sich über die Bildung der Augenflecke wie folgt aus: Auf Längsstreifung folgt schwarze Fleckung, sodann schwarze Ringbildung und zuletzt der Farbenkern. Dagegen wende ich ein, daß bei A. caja nie eine Ringbildung ohne blauen Farbenkern vorkommt, sondern der Farbenkern entsteht direkt auf den schwarzen Flecken.

Sehr wenig günstig spricht sich EIMER hier über den Nutzen von künstlichen Experimenten aus (er steht auf dem Standpunkt der Orthogenesis), er sagt (L. N. 8 und 9): Künstliche Versuche haben nur geringe Bedeutung, denn, wenn man bestimmte Entwicklungsrichtung voraussetzt, kann der Nutzen des Resultates nur ein geringer sein, da die Typen durch ungemein langen Bestand gefestigt sind und deren Abänderungen nur durch fortgesetzte, andauernde äußere Einflüsse verursacht werden. Befördert ein künstlicher Versuch zufällig diese Richtung, so wird er das Entstehen bleibender Veränderungen leicht zur Folge haben; nicht so, wenn die Kunst der Natur zuwiderläuft.

Ferner sagt er irrtümlich: Es ist bekannt, daß durch verschiedene Nahrung der Raupen (u. a. A. caja) verschiedene Variationen des Imago in bestimmter Richtung erzielt werden. Er stützt sich dabei auf eine Arbeit G. KOCHS[1]). Ferner behauptet er: Pigmentbildung steht immer unter dem Einflusse des Lichtes und der Wärme, der Feuchtigkeit und des Luftdruckes. Wärme erzeuge glänzende Färbung, Kälte matte.

Absichtlich habe ich bisher von den Arbeiten des Altmeisters der experimentellen Lepidopterologie, Prof. Dr. MAX STANDFUSS, noch nicht gesprochen oder nur beiläufig einiges daraus erwähnt. Ich will nun last not least auch auf sie eingehen.

In Prof. STANDFUSS Werk (L. N. 103), welches 1894 erschien, lesen wir: Durch Einfluß von Kälte und Wärme entstehen:

---

1) G. KOCH, „Die Schmetterlinge des SW.-Deutschlands", 1873.

I. A) Varietäten 1. Saisonformen.
2. Lokalformen.
B) Aberrationen, d. h. Formen, die nur hin und wieder vorkommen.

II. Phylogenetische Formen, und zwar: phylogenetisch alte, lange präzisierte Arten ergeben vorwiegend Varietäten und Aberrationen; phylogenetisch junge, erst kurz präzisierte, meist phylogenetische Rückschläge. Endlich

III. Selbständige Varianten, unabhängig von Einflüssen.

Es werden bei den Tieren niedere Temperaturen besser als hohe ertragen, die phylogenetisch früher an solche bereits akkommodiert waren. Kältewirkungen können durch Wärmewirkungen aufgehoben werden. Lange Trockenheit mit darauffolgender starker Feuchtigkeit beschleunigt die Entwicklung, gibt aber verwischte Zeichnungen.

In seiner Arbeit aus dem Jahre 1905 (L. N. 104) kommt Prof. Standfuss zu annähernd denselben Schlüssen, nur erweitert er sie noch um zwei Thesen. Es können durch Temperaturen 1. die sexuellen Färbungsunterschiede schwinden und 2. es kann eine Annäherung an andere Arten konstatiert werden. Und zwar ist von besonderer Wirkung der Einfluß von Temperatur und Feuchtigkeit. Fast wirkungslos ist dagegen verschiedene Nahrung und Beleuchtung (vergl. p. 481).

Im Jahre 1904 (L. N. 105) schreibt er: Die Falter zeigen Differenzen, je nachdem ihre Flügelteile dem Lichte (d. h. der Beobachtung) ausgesetzt sind oder nicht; u. a. z. B. bei Heteroceren ist sowohl die Unterseite der Vorderflügel wie die Oberseite der Hinterflügel matt, weil sie sich in der Ruhe decken und daher unsichtbar sind. Die Oberseite der Vorderflügel ist scharf gezeichnet, weil sie bei der dachförmigen Haltung der Flügel mehr gesehen wird und ebenso die Unterseite der Hinterflügel, wenn der Falter an Gräsern sitzend diese auch dem Lichte darbietet, — denn das Ruhekleid ist ein Schutzkleid. Daß die Oberseite der Hinterflügel als Schreckmittel dennoch auch scharf präzisiert und grell gefärbt ist, hat Standfuss hier nicht berücksichtigt, da diese Frage in ein anderes Kapitel der Anpassung gehört (vgl. p. 451). In Meyers großem Konversationslexikon schreibt er u. a. (L. N. 99): „Die Aberrationen sensu strictiore sind individuelle Färbungsanomalien in meist neuen Richtungen, denen im Gegensatz gegen die Mutationen eine Bedeutung für die erdgeschichtliche Entwick-

lung der Art nicht zukommt“ (er warnt deshalb vor unsinniger Namengeberei).

In Prof. Dr. STANDFUSS' berühmtem Handbuch (L. N. 106) führt er obigen Gedanken noch weiter aus und bringt noch vieles dazu, wovon uns folgendes interessieren kann: „Die Experimente zeigen uns . . . klar, daß das Kleid des Falters außerordentlich abhängig ist von Temperatureinwirkungen, welche das Puppenstadium trafen . . . . aber auch, daß diese Veränderungen in hohem Grade unabhängig von den Bedingungen erfolgen, unter denen die Entwicklung der vorhergehenden Phasen der Metamorphose stattfand.“ Ferner: „Je größer die Zahl der Generationen ist, welche schon ein gewisses Kleid getragen haben, desto mehr ist dieses Kleid gegenüber äußeren (Temperatur-) und inneren (Hybridations-) Einflüssen geschützt und befestigt.“

Ich habe hier in aller Kürze die wichtigsten Schlüsse aus den STANDFUSSschen Werken zitiert, ich habe ferner bei Zitierung anderer Werke stets eventuelle Widersprüche von Prof. STANDFUSS angeführt und endlich auch das Wesentliche seiner Theorien in der Einleitung erwähnt. Meine Arbeit, die sich nicht eigentlich mit diesen Fragen beschäftigt, soll nur suchen, so gut es irgend geht, die Variabilität der A. caja zu klären und zu definieren, um sie für die übrigen Arctiiden nutzbar zu machen [1]). Es würde darum zu weit führen, wollte ich noch weitere Literatur zitieren, und will ich deshalb ferner nur dann auf solche zurückkommen, wenn meine Befunde mit diesen kollidieren. Wir wollen deshalb aus allem Vorhergehenden die Schlüsse in einer kurzen Zusammenfassung hervortreten lassen.

c) Zusammenfassung.

Nach STANDFUSS u. a. (vgl. L. N. 1, II) sehen wir, soweit es sich bisher mit Sicherheit beurteilen läßt, daß alle Einflüsse auf Ei und Raupe, nicht auf die Imago sich erstrecken, es sei denn, daß eine Verkümmerung, d. h. eine eventuelle Abnahme der Größe eintritt infolge erschwerter Lebensbedingungen. Wir sahen, daß jedes bisher besprochene Merkmal: Zeichnung und einzelne Farben, Vorder- und Hinterflügel usw. für sich in kaum zu konstatierender Abhängigkeit voneinander auf Einflüsse der Tempe-

---

1) Wer Näheres darüber erfahren will, findet im Literaturverzeichnis vorzügliche Werke, von denen die STANDFUSSschen besonders empfehlenswert sind.

ratur, der Feuchtigkeit usw. reagiert. Und zwar: nach Tabelle auf p. 464/65 u. 471: Kälte, Frost und Hitze rufen eine Querverschmelzung der Vorderflügelzeichnung von A. caja hervor, während Wärme unwirksam bleibt. Wir können also, ohne uns in zu große Hypothesen einzulassen, mit Standfuss sagen: Da Wärmeeinfluß auf die Vorderflügelzeichnung nicht wirkt, so ist A. caja diesem Einfluß am längsten und besten angepaßt. Minus-Temperatur und Hitze gibt Verdunklung in ungefähr gleichem Maße. Bei langer Frostexposition läßt diese Verdunklung wieder etwas nach. Nach Standfuss und Fischer wissen wir ferner bereits, daß intermittierende Temperaturen (vgl. auch Federley L. N. 16) stärker wirken, als konstante, langandauernde. Es ist somit der Temperatursprung der wesentlich verändernde Grund. Die Breite der Vorderflügelzeichnungsbänder nimmt bei Kälte und Wärme ab, bei Frost und Hitze zu. Bei sehr langem Frost aber wieder ab. Solche Tiere wurden nur zweimal, statt drei- oder fünfmal dem Temperatursprung ausgesetzt, allerdings einem weit größeren. Weshalb sie aus dem Rahmen herausfallen, lasse ich fürs erste dahingestellt. Die Vorderflügelgrundfarbe wird bloß bei kurzer und mittlerer Wärme nicht verändert, d. h. A. caja ist diesen Schwankungen angepaßt. Sonst wird die *VGrf* durchweg heller. Nur wieder die Frostversuche geringer Intensität zeitigen normale Tiere. Ich komme darauf am Schlusse zurück. Die Vorderflügelzeichnungsfarbe bleibt bei geringer Wärme normal, nimmt sonst aber durchweg ab. Die Hinterflügelzeichnung variiert sehr wenig gesetzmäßig, meist nimmt sie ab oder bleibt wie sie ist; nur Hitze führt zu Querverschmelzungen. Die Hinterflügelgrundfarbe bleibt bei Frost normal, bei Hitze wird sie stark dunkel und bei intensiv andauernder Kälte wird sie gelb bis rußig. Die Hinterflügelzeichnungsfarbe ist recht konstant, bei geringer Kälte und Hitze und übermittlerer Wärme jedoch nimmt sie ab. Endlich bleibt der Gelbrand bei Wärme und anderen geringen Temperatureinflüssen normal, wird aber bei allen stärkeren intensiver. Daraus folgt: Alle am normalem Tier stark variablen Eigenschaften variieren bei Temperatureinflüssen noch stärker und dabei auch weniger gesetzlich als alle mehr konstanten Eigenschaften des Normaltieres. Dem Normaltier am ähnlichsten bleiben die Tiere aus wenig- bis mittelintensiven Wärmeexperimenten, d. h., für diese ist A. caja schon im wesentlichen akkommodiert. Verhältnismäßig bestimmt gerichtet variieren die Tiere aus Kälte- und Wärmeexperimenten: in vielen Eigenschaften gleichgerichtet, in anderen

entgegengesetzt. Die Tiere aus Frost- und Hitzeexperimenten variieren recht regelmäßig im einzelnen, im ganzen aber in gleicher Richtung. Nur die *HZf* und *HGrf* variieren entgegengesetzt.

Wir können also nicht ohne weiteres sagen: Die und die Resultate sind Rekapitulationen der Phylogenie, die und die wieder Zukunftsformen, sondern ich meine, je nachdem wie eine Eigenschaft phylogenetisch im Tiere befestigt ist, reagiert sie auf äußere Einflüsse. Oder, um im Sinne von Prof. STANDFUSS zu reden: Phyletisch gefestigte Merkmale lassen sich durch künstliche Experimente schwer oder gar nicht verändern. Im Einklang mit Prof. STANDFUSS u. a. halte ich die Frost- und Hitzeformen für Aberrationen, die nur selten, und, wie STANDFUSS ausdrücklich bemerkt haben will, bei nur wenigen Tieren eines Experimentes vorkommen. Außerdem negiere ich hier ausdrücklich die FISCHERsche Hypothese: in diesen Formen Miocänformen zu sehen. Sie müßten dann in viel bestimmterer Richtung variieren. Ich sehe vielmehr in diesen Tieren Resultate eines Einflusses, der direkt auf die Somazellen (vielleicht auch mit diesen auf die Keimzellen) wirkt und diese ohne irgendeine Anpassungserscheinung, meist zu Überschwemmung mit dunklem Pigment veranlaßt. Und zwar reagiert jede Eigenschaft vollkommen unabhängig von der anderen auf diese physikalisch-chemischen Reize, etwa wie die losgelösten Pigmente allein auf Wärme, Hitze und andere Einflüsse reagieren (vgl. M. v. LINDENS Arbeit L. N. 58), jedes auf seine ihm spezifische Art. Wir haben also in Frost- und Hitzeformen zwei identische Reaktionsformen vor uns: individuelle Aberranten und vielleicht Mutanten, aber keine fluktuierenden Varianten. In manchen Eigenschaften (Tabelle auf p. 471) finden wir dasselbe für Kälte und Wärme. In den meisten aber ist eine bestimmte Richtung zu erkennen, und zwar eine entgegengesetzte für jedes dieser Experimente. Dieses fällt uns besonders in die Augen, wenn wir, ohne uns auf Einzelheiten einzulassen, den allgemeinen Habitus der Tiere beachten. Von diesem Standpunkte aus muß ich dann auch die FISCHERsche, in der Einleitung angeführte Kurve gelten lassen. Wir wissen ferner durch STANDFUSS (L. N. 108) und FISCHER (L. N. 20), daß Tiere nördlicher Klimate durch Wärme in Südformen und umgekehrt Südformen durch Kälte in Nordformen übergeführt werden können.

Nach POGGENDORF[1]) ist in der Insektenwelt (z. B. Van. urticae) vielleicht ein farbenphotographisches Reagieren anzuerkennen:

1) POGGENDORF, Annalen der Physik, 1895.

Im Norden finden wir: mehr Zeichnung, oberseits viel schwarz, die gelben Stellen stechen von den rotbraunen stark ab, die blauen Flecke werden licht und auffallend und die Unterseite ist kontrastreich.

Im Süden: mehr verschwommene Eintönigkeit, oberseits mehr rotbraun statt schwarz, mehr rotbraun statt gelb, blau wird dunkler oder schwindet.

Die Entwicklung ist im Süden schneller als im Norden.

Diese Angaben passen zum Teil frappant auf Standfuss-sche Kälte- (Nord-) und Wärme- (Süd-) Tiere.

A. caja nun läßt sich durch Wärme kaum verändern — sie wird höchstens heller in jeder Beziehung. Und tätsächlich der Südtypus A. caja var. wiskotti ist diesen Varianten sehr ähnlich. Der Nordtypus var. americana hat nach Rebel (L. N. 110) nur das unterscheidende Merkmal der weißen Schulterdecken und ist sonst bis auf eine besondere Labradorform, die ich später noch bespreche, nicht wesentlich vom Normaltypus unterschieden, nur sind die Tiere bedeutend kleiner. Durch Kälte erzielen wir allerdings kleinere Tiere, aber auch Tiere mit extremer Querverschmelzung der Vorderflügelzeichnung und gleichzeitiger Aufhellung der Vorderflügelfarbe. Außerdem beginnt das auf den Hinterflügeln hochstehende rote Pigment sich in gelbes, d. h. primitives zu verwandeln, ja sogar eine rußige Überstäubung macht sich bemerkbar (ein Merkmal, das, wenn auch selten, bei Labradortieren vorkommt). Einen konstanten Typus solcher Art haben wir heute nicht. Wollen wir auch die Zunahme von dunklem Pigment als Wärmeschutz auffassen, so können wir diesen letzteren nicht auch für die Aufhellung vieler anderer Teile verantwortlich machen. Also eine Anpassungserscheinung an künstlichen Einfluß liegt nur zum Teil vor. In den Kälteformen sehen wir eher, da sie nach Standfuss leichter zu erzielen sind als Wärmeformen, phylogenetische Rückschlagstypen, als Zukunftsformen: Einmal, weil die Variationsrichtung dahin tendiert, die primitiveren Farben und Merkmale hervorzurufen, zum anderen Male weil, unserer Erdgeschichte nach, in der Eiszeit wohl Kälteformen existiert haben mögen und endlich zum dritten, weil phylogenetisch alte, gut fixierte Formen bei gleicher Reizwirkung, unter denen sie damals fixiert wurden, wieder auf diesen Typus zurückschlagen, phylogenetisch nicht fixierte Formen aber sich in ganz unbestimmter Richtung ändern. Ferner: der Rückschlag zu einer Eiszeit- resp. nördlicheren Formen kann sich

nur dann in einer Puppe bilden, wenn diese wieder unter gleiche Temperaturverhältnisse gebracht wird, unter der sie in der Eiszeit lebte, d. h. in mäßige Kälte. Außerdem (L. N. 106): „Während sich die phylogenetisch älteren Formen: Van. c-album, urticae und polychloros nicht in sehr weitgehender Weise verändern . . ., gestalten sich die phylogenetisch jüngeren: Van. antiopa . . . so erheblich um, daß dadurch Formen entstehen, wie sie bisher niemals und nirgends beobachtet wurden und mithin etwas ganz Neues, noch nicht Vorhandengewesenes darstellen.“

Nun ist aber A. caja nach Seitz (L. N. 92), Spuler (L. N. 94), Fischer (L. N. 22) u. a. eine phylogenetich sehr alte Form und da sie heute noch recht primitiv ist, so hat sie keine große Auswahl, in noch primitivere Formen zurückzuschlagen. Sie variiert, zumal in den Hinterflügeln, so, daß fortschrittliche Eigenschaften durch Kälte in primitivere zurückverwandelt werden. Nach alle diesem meine ich, ist es ziemlich sicher, daß die Kälteformen phylogenetische Rückschläge sind.

Die Hinterflügel reagieren, sowohl auf Kälte- wie auf Hitzeeinflüsse viel stärker und augenfälliger als die Vorderflügel. Letztere haben aber an und für sich eine stärkere Variationsbreite beim künstlich unbeeinflußten Tier. Ich glaube nun — die Hinterflügel, die an sich primitiver sind und eine ausgeprägte Schreckfärbung besitzen, haben diese erst in verhältnismäßig jüngerer Zeit erhalten. Ihre phylogenetisch ältere Färbung war wahrscheinlich gelb und daher kommt diese immer wieder zum Vorschein, bei Kälte mehr als bei Wärme. Die Vorderflügel sind aber ausgebildeter, und schon seit langer Zeit; daher ist ein Rückschlag auf ihnen nicht so augenfällig. Ihre trotzdem so große Variationsbreite spricht dafür, daß sich bei ihnen ein selektiver, bestimmt richtender Einfluß nicht geltend gemacht hat; sie sind aber den Hinterflügeln voraus — phylogenetisch und, wie wir später sehen werden — auch ontogenetisch. Aus diesen Gründen glaube ich bei A. caja eine antero-posteriore Entwicklung der Flügelfarbe und -zeichnung dargelegt zu haben. Für die Zeichnung hat Eimer dieses bereits nachgewiesen (L. N. 9).

Nun die Wärmeformen: wir sahen, daß durch Wärme Typen erzeugt werden, die der var. wiskotti ähneln, also südliche Tiere. Erdgeschichtlich, greifen wir nicht über die Eiszeit zurück, ist ein wärmeres Klima als heute kaum dagewesen. Wir können in diesen Formen aus diesem Grunde also keine Rückschlagsformen nachweisen. Zum Zweiten: Die Varianten zeigen

wenig Veränderung, werden aber bei höheren Temperaturen (Hitze) dunkler, d. h. streben einer phylogenetisch höheren Stufe zu. Es wäre nun möglich, in ihnen Zukunftsformen, d. h. neue Formen zu sehen; dennoch will ich dieses vermeiden und in ihnen, besonders deshalb, weil sie relativ wenig von der Normalform abweichen, Anpassungsformen sehen, die heute schon im Süden vorkommen — also Südformen. Wie eine solche Anpassung zustande kommen kann, haben viele Forscher sich bemüht zu erklären, wie ich in der Einleitung zeigte.

Verlassen wir nun die Temperaturexperimente und beschäftigen uns kurz, ohne uns lange dabei aufzuhalten, mit anderen künstlichen äußeren Reizeinflüssen.

Daß die Nahrung, welche ja nur auf Raupen direkt wirken kann, indirekt nicht auch auf die Imago wirkt, habe ich schon mehrfach gesagt und stütze mich dabei auf die Tabelle, die Bachmetjew (L. N. 1. II, p. 870) aufstellt, in welcher alle damit gemachten Versuche aufgezählt sind. Jeder einzelne Versuch und der daraus gefolgerte Schluß des einen Forschers findet einen vollkommen entgegengesetzten eines anderen und es ist deshalb nicht ein einziger Einfluß sicher nachzuweisen. Professor Standfuss hat allerdings durch Fütterung mit in Salzwasser gestellten Pflanzen Varianten erzielt, aber diese waren sehr wenig vom Normaltypus entfernt. Nach M. v. Linden, Pictet, Prof. Standfuss (L. N. 103, 106, 104 und 54) ist das einzig nachzuweisende Resultat: eine Verkümmerung, hervorgerufen durch unzureichende oder unpassende Nahrung, trotz der entgegengesetzten Eimerschen Behauptung. Eben in diesem Werke (L. N. 11) hat Eimer auch Lichtwirkungen auf Raupen studiert. Er sagt, daß Lichtwirkungen oft verblassend wirken, wenn das Tier tot ist oder Wärme fehlt. Lebt das Tier aber, so ruft z. B. Sonnenlicht glänzende, leuchtende Farben hervor (L. N. 8). Es kommt dabei aber nicht allein die unmittelbare Kraft der Sonne in Betracht, sondern auch die kumulative, d. h. mit der Zeitdauer wachsende Wirkung derselben. Daher können phyletisch-alte Formen auch im hohen Norden glänzende Farben haben. Ebenso ist die physikalisch-chemische Wirkung der Sonne nicht zu unterschätzen. Versuche von Schröder (L. N. 87) u. a. ergaben zwar Varianten bei Raupen und Puppen, nie aber solche von Imagines.

Trockenheit und Feuchtigkeit wirken auf die Entwicklungszeit, wie Fischer (L. N. 22, T. III.) nachweist, — und dadurch

auf die Imago. Ebenso wirkt Narkose, Elektrisierung, Druck, Zentrifugieren usw., wie ich weiter oben bereits auseinandersetzte.

Wir haben nun genau die Varianten in der Färbung durchgesprochen und wollen nun noch zusehen, wozu das ungleiche Verhalten von Männchen und Weibchen führt. Wir wissen bereits, daß die Männchen mehr zum Hellerwerden neigen, d. h. in folgenden Fällen: in bezug auf Grundfarbe der Vorderflügel, deren Zeichnungsfarbe, Grundfarbe der Hinterflügel, deren Zeichnungsfarbe und in bezug auf die Zeichnung selbst beider Flügel. Dieses Hellerwerden ist aber durchweg ein Zurückgreifen auf ein primitiveres Stadium. Oder umgekehrt: In allen diesen Fällen geht das Weibchen in der Ausbildung der Eigenschaften voran. Wir konstatieren also bei A. caja den relativ selteneren Fall, der nach Eimer (L. N. 10) oft die Ursache der Homoeogenesis, d. h. der unabhängigen Entwicklungsgleichheit, ist, den Fall einer weiblichen Präponderanz. Wir haben also bei A. caja:

I. Auf den Vorderflügeln eine supero-inferiore Entwicklungsrichtung.

II. Auf den Hinterflügeln eine infero-superiore.

III. In bezug auf beide Flügel eine antero-posteriore Entwicklung (vgl. das Eimersche Undulationsgesetz, L. N. 10).

IV. Fast stets konstatieren wir eine weibliche Präponderanz.

V. In den Frost- und Hitzeformen sehen wir: individuelle Aberranten, deren Variabilität auf direkten physikalisch-chemischen Einfluß basiert.

VI. In den Kälteformen: meist Rückschlagsformen, etwa Eiszeittypen. Besonders deutlich ist dieses auf den Hinterflügeln zu erkennen. Manchmal aber ist auch hier direkter Einfluß anzuerkennen, z. B. bei der Überrußung der Hinterflügel mit dunklem Pigment.

VII. In den Wärmeformen: Südtypen, also Lokalrassen.

VIII. In den Wärme- und Kälteformen konstatieren wir eine fluktuierende Variabilität, in den Frost- und Hitzeformen oft eine diskontinuierliche, vielleicht mutierende.

IX. Veränderungen, die auf der Raupe oder dem Ei durch äußere Einflüsse hervorgerufen werden, erstrecken sich nicht auf den Imago.

X. Jedes einzelne Merkmal variiert für sich in der ihm eigenen Richtung.

Wir haben nun zur Genüge unsere Aufmerksamkeit einzig und allein auf die Farbe und Zeichnung der Flügel gerichtet und wenden uns nun einem anderen Abschnitt zu.

III. Abschnitt.

Variabilität in Farbe und Zeichnung des Körpers.

a) Eigene Untersuchungen.

In bezug auf die Farbe des Körpers ist wenig Neues zu berichten. Die Farbe des Kopfes und Thorax ist stets genau dieselbe wie die Zeichnungsfarbe der Vorderflügel. Nur die beiden Schulterblätter können, wenn sie sich vom Thorax in der Farbe unterscheiden, der Farbe der Vorderflügelgrundfarbe analog sein. Die Farbe des Abdomens wiederum entspricht der Farbe, die wir als Grundfarbe der Hinterflügel bezeichnen und ist nur bei ca. 10 % aller Falter um einen Grad dunkler. Unter Grad verstehe ich hier die nächstfolgende Nuance zum Dunklen resp. Hellen zu, die ich in der Klassifizierung fixierte (vgl. Taf. XVIII). Die Zeichnung des Abdomens ist in der Färbung dieselbe, wie die der Hinterflügel, nur fehlt ihr fast stets der Blauschiller. Oft, und zwar in selbem Maße wie dort, tritt auch hier eine gelbe Umrandung der Abdominalzeichnungsflecke ein. Mit Ausnahme bei Tieren, deren Zeichnungsbänder sich derart verbreitert haben, daß der Vorderflügel die Einfarbigkeit erreicht hat, und zwar in einer recht hellen Farbennuance — etwa H — hat jedes Tier zwischen Nackenschild und Mesothorax einen dunkelkarminroten Halsstreifen, der für gewöhnlich durch die dichten, dunkelbraunen Haarschuppen verdeckt wird. Wird das Tier aber erschreckt, so beugt es den Kopf mit dem Prothorax und der rote Streifen wird sichtbar. Es entsteht dadurch ein überraschender Kontrast und wir erkennen leicht, daß es sich hier wieder, wie auf dem Hinterflügel, um eine Schreckfarbenwirkung handelt.

Es findet also eine Korrelation mit wenigen Ausnahmen statt zwischen: der Färbung des Thorax und der der Vorderflügel, wie auch zwischen dem Abdomen und den Hinterflügeln in bezug auf deren Färbung. Die selten vorkommenden Abweichungen von dieser Regel hängen weder vom Geschlecht der Tiere, noch sonst von einem erkennbaren Faktor ab, wenigstens habe ich keinen Grund dafür finden können. Damit hätten wir die Färbung des Körpers besprochen und wenden uns der Zeichnung derselben zu.

Fassen wir zunächst einzig und allein die Zeichnung des Abdomens ins Auge. Die Imago stellt, von der Raupe aus betrachtet, das ontogenetisch letzte nur mögliche Stadium dar. Es

muß auf ihr nicht nur eine Zeichnungslosigkeit, sondern überhaupt ein primitives Stadium sehr selten vorkommen, falls Raupen- und Imagozeichnung voneinander abhängen. Und tatsächlich, wenn wir unserer Einteilung in Kapitel: Material und Methode eingedenk, die Textfig. 10 betrachten, und die dazugehörige Textfig. 25, so sehen wir die primitiveren Stadien der Zeichnung des Abdomens, z. B. 1 (1) und 2 relativ sehr selten auftreten. Daß die Imagozeichnung trotzdem, wie auch nach der eben erwähnten Zusammenfassung zu erwarten war, von der Raupe unabhängig ist, werden wir noch sehen. Sehen wir nun genau zu, wie sich das Verhältnis der Imagozeichnung zu der der Raupe verhält.

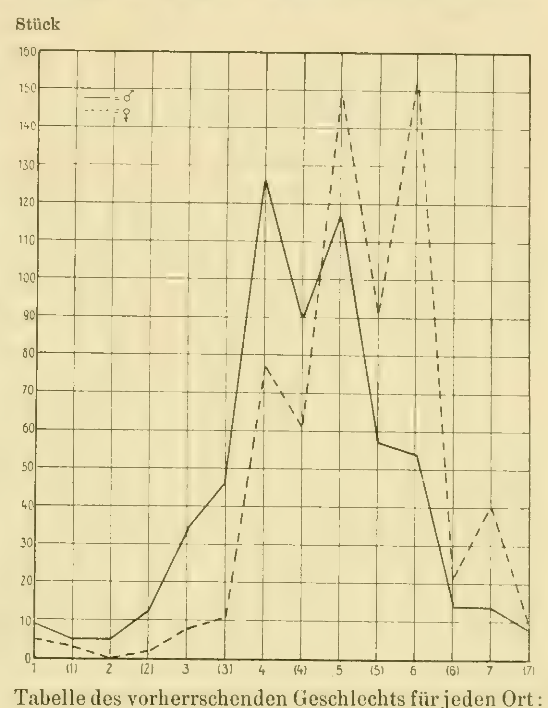


Tabelle des vorherrschenden Geschlechts für jeden Ort:
♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀

Textfig. 25. Tabelle der Hinterleib-Zeichnungsformel mit eingetragener Stückzahl pro Geschlecht aller Arctia caja L.

Die Raupenzeichnung von A. caja ist dorsal so gut wie einfarbig schwarz, ventral hellbraun bis zinnoberrot, die Thorakalsegmente mehr rötlich, mit kurzen Haaren besetzt, die Abdominalsegmente schwarz mit langen grauschwarzen Haaren. Wollen wir nun von der Raupe auf die Imago schließen, so müssen wir entweder sagen: Die Raupe ist einfarbig (vorzüglich in bezug auf dorsale Abdominalsegmente), hat also das höchste Stadium der Zeichnung erreicht und die Imago müßte also, da ein höheres Stadium unmöglich ist, auch einfarbig sein; oder wir sagen: die Raupe ist zeichnungslos einfarbig und somit bliebe für die Imago jedes Zeichnungsstadium frei. Es ist aber nicht anzunehmen, daß, wie es tatsächlich auch nicht der Fall ist, der primitivsten

Zeichnung das höchste Pigment entspricht. Es ist für uns auch gleich, ob wir von der Raupe ausgehend oder von der Imago aus allein die Zeichnung betrachten. Wir sehen, daß die Zeichnungslosigkeit beim Imagoabdomen durchaus das primitivste ist. Primitiver aber kann die Raupe nicht mehr sein. Infolgedessen ist ein direkter Zusammenhang zwischen Raupe und Zeichnung und imaginaler Abdominalzeichnung nicht zu konstatieren und die Zeichnungen beider Teile entwickeln sich in voller Unabhängigkeit voneinander. Unter allen Tieren, die ich von A. caja gesehen, ist mir nur ein einziges mit zeichnungslosem Abdomen in die Hände gefallen. Wir sehen daraus, daß diese primitivste Form der Zeichnung nicht mehr oder nur äußerst selten (1 ‰), bei A. caja wenigstens, zu finden ist. Die nächste Stufe der Zeichnungsbildung der Raupe wäre die Ausbildung der Längsstreifen (nach SCHRÖDER, L. N. 87).

Richten wir zunächst unser Augenmerk auf den dorsalen Abdominalstreifen des Imago. Wir sehen hier (vgl. Textfig. 10), wie sich nach und nach, erst auf einem, dann auf den direkt darüber oder darunter liegenden Segmenten ein Zeichnungsfleck bildet. Es können scheinbar diese Flecke der Abdominallänge nach zusammenfließen und dadurch würden sie einen regelrechten Längsstreifen bilden; aber dieses Stadium wird bei A. caja so gut wie immer übersprungen. Wohl scheinen die Flecke sich, namentlich in der Mitte, zu nähern, es überwiegt aber eine seitliche Verbreiterung und die „Längsstreifenstückchen" (SCHRÖDER) gehen direkt zur Querstreifung über. Es ist dadurch ein Sprung in der Reihenfolge zu verzeichnen. H. WEISMANN sagt darüber folgendes (L. N. 116): „Neue Zeichnungscharaktere erscheinen zuerst im letzten Stadium der Ontogenie; dieselben rücken dann allmählich in frühere Stadien der Ontogenie zurück und verdrängen so die älteren Charaktere bis zum völligen Verschwinden." Tritt in der Entwicklung (sagt daran anknüpfend SCHRÖDER, L. N. 87) plötzlich ein Sprung in der Reihenfolge der Zeichnungsbildung ein, so erklärt sich das so, daß der im letzten Stadium zuerst aufgetretene Rückschlag (Neubildung nach WEISMANN) zu einer phyletisch älteren Zeichnungsform, das erste Zeichnungsstadium bei seinem Zurückrücken noch nicht erreichte. Damit wäre das Überspringen der echten Längsstreifen am A. caja-Abdomen zu erklären. Wenn wir nun noch sehen, daß genau dasselbe seitliche Verbreitern sich in der Bildung anderer Streifen, nicht nur des dorsalen, vollzieht, so muß die quere Verbreiterung

der Längsstreifenstückchen endlich zur seitlichen Verschmelzung aller Streifen führen und wir erhalten rund um das Abdomen eine Querzeichnung. Und tatsächlich: Bei A. caja lassen sich alle die Zwischenstufen finden. Allerdings ist die letzte Stufe unter normalen Freilandtieren nur selten vertreten. Sie entspricht etwa der Formel (6) in unserer Textfig. 10. Noch seltener ist das Stadium der allgemeinen Verschmelzung bis zur Einfarbigkeit (am Freilandtier). An Temperaturtieren (Hitze- und Frostformen) und anderen, welche auch an den Flügeln ganz ins Dunkele aberrieren, ist diese Zeichnungsform nicht ganz selten, wie uns Taf. XIX, Fig. 10 u. 12 lehrt. Jedenfalls — und das bezwecke ich — sind die folgenden Ausführungen Schröders, obwohl sie sich bloß auf die Raupe beziehen, fast wörtlich auf das Abdomen der A. caja-Imagos anzuwenden. Und wäre es interressant zu eruieren, inwieweit andere Arten diesem Gesetze folgen.

b) Befunde anderer Forscher.

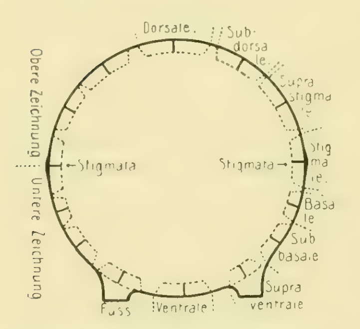
Christoph Schröder gibt in einer Arbeit aus dem Jahre 1894 (L. N. 87) ein genaues Bild der Raupenzeichnung, speziell der der Geometriden. Er selbst schon meint, daß seine Ausführungen sich ebenso gut auf Raupen anderer Arten ausdehnen lassen; ich glaube sogar, das Prinzipielle davon auch auf die Imagines, d. h. deren Abdominalzeichnung übertragen zu können. Ich will deshalb Schröders Aufzeichnungen hier in gekürzter Form wiedergeben, soweit sie auf die Abdominalzeichnung des A. caja-Imagos in Anwendung gebracht werden können. Er sagt:

Zeichnungslosigkeit tritt selten ein und nur in den jüngsten (ontogenetisch gemeint) Stadien, weil die Zeichnung des letzten Stadiums vor der Verpuppung, wenn sie eine hochentwickelte ist, auch eine höhere Stufe des ersten bedingt.

Die einfachste Zeichnungsform (bei Raupen) ist die ununterbrochene Längsstreifung. Es werden alsdann die Streifen auf jedem Segment an einer bestimmten Stelle breiter, während sie sich an den anderen Stellen bis zum Verschwinden verengern. So erhalten wir die Fleckzeichnung. Die Längsstreifstückchen können auch von ihrem geraden, einander parallelen Verlauf abweichen und divergieren, und es entsteht eine Rauten- oder Knotenzeichnung oder ein X-artiges Muster. Die Verbreiterung der Längsstreifung an gewissen Stellen führt zu seitlichen Verschmelzungen = Netzzeichnung und — wenn die Verbindung mit den anderen Längsstreifenstückchen unterbrochen wird — zur Quer-

streifung. Der höchste Entwicklungsgrad ist die Einfarbigkeit, oft unterstützt durch die Nachdunklung des Grundtones bis auf die Nuance des Zeichnungstones. Am genauesten verläuft die Entwicklung auf den Abdominalsegmenten (also auf denen, die an der Imago später auch das Abdomen sind. K. S.). Die Analsegmente geben meist andeutungsweise — aber oft — phyletisch ältere Charaktere wieder. Thorakalsegmente sind einer höheren Zeichnung als einfacher Längsstreifung scheinbar nicht fähig.

Es muß einem jeden auffallen, wie übereinstimmend diese, an Raupenkörper studierten Resultate, auf die Abdominalsegmente der Imagos passen. Ein Blick auf die uns schon bekannte Textfig. 10, in der ich alle wesentlichen Abdominalzeichnungsmöglichkeiten des Schmetterlings verzeichnet, zeigt uns die große Analogie. Allerdings ist die Zeichnung stark schematisiert. Man nehme aber mehrere beliebige Arctiiden-Falter und sehe sie auf obige Schröderschen Ausführungen hin genau durch und man wird mir recht geben, wenn ich sage: Das, was Schröder für die Raupenzeichnung nachweist, paßt fast ausnahmslos auch auf die Zeichnung des Imago-Abdomens. Nur sind die Regeln im ersten Falle vom ontogenetischen Standpunkte gefunden, die des zweiten Falles wären phylogenetisch zu denken.



Textfig. 26. Verteilung der Längszeichnungsbänder auf dem Raupenkörper, entworfen nach einer Arbeit von Chr. Schröder (L. 87).

Christoph Schröder spricht sich in dieser selben Arbeit auch noch weiter über die Zeichnung der Raupe aus, wobei wieder obige Analogie mit der Imago zu konstatieren ist:

Zunächst teilt er die Zeichnung den Längsbändern nach ein und benutzt die Bezeichnung, die ich auf beiliegender Figur eingetragen: Textfig. 26. Diese Figur stellt den Querschnitt eines Raupenabdomens vor, wobei die punktierten Vierecke die Längsbänder darstellen sollen, als wenn sie sich in die Tiefe erstreckten und vom Schnitte getroffen seien. Die bisherigen Betrachtungen bezogen sich fast ausnahmslos auf das in dieser Textfig. 26 mit Dorsale bezeichnete Längsband und die danebenliegenden Subdorsale und Suprastigmale.

Wir wollen nun sehen, ob die Reihenfolge, in der diese einzelnen Streifen am Raupenkörper auftreten, nicht vielleicht auch für die Imago paßt. SCHRÖDER sagt: „Zuerst erscheint die Dorsale“ — und tatsächlich, wir finden bei A. caja oft nur diese, wenn auch noch nicht vollständig vor, nie aber sind andere Streifen vorhanden bei fehlender Dorsale. „Es folgt die Basale“ und darauf die „Stigmale“. Ich konnte wohl nachweisen, daß, ist einmal die Stigmale vorhanden, auch die Basale stets vorhanden ist. Wahrscheinlich aber tritt letztere mit ersterer nahezu gleichzeitig auf, denn eine Basale ohne Stigmale habe ich nicht finden können. „Die Ventrale“, sagt SCHRÖDER, „entsteht erst später, weil die meist unsichtbare Bauchseite fürs erste keine Zeichnung verlangt“. Auch hier finde ich die erwartete Analogie mit der Imago. Die Ventrale, meist matter gefärbt, tritt erst zuletzt auf, wenn Dorsale und Stigmale bereits wohl ausgebildet sind. „Es folgen nun Subdorsale usw.“ Auch das stimmt, jedoch treten einige Bänder bei der A. caja-Imago nur ausnahmsweise auf und zwar nur, wenn die Zeichnung bereits der Einfarbigkeit nahe kommt. Diese seltenen Bänder sind vor allem die beiden Suprastigmale. Es liegt das wahrscheinlich am gleichen Zweck, den das Abdomen in seiner Zeichnung erfüllen soll wie die Hinterflügel. Wie ersteres mit letzteren in bezug auf die Farbe gleich ist, d. h. beide suchen möglichst große Kontraste zwischen Grundfarbe und Zeichnungsfarbe zu gewinnen, so trachten sie wohl auch diese Kontraste in ihrer Zeichnungsausbildung zu erhalten, da der Körper in der Ruhe von den Vorderflügeln bedeckt, bei Spreizung derselben wohl auch als Schreckmittel dient. Wären nun alle Streifen vorhanden, so wäre die Grundfarbe bereits derartig verdrängt, daß eine Kontrastwirkung nicht mehr vorläge.

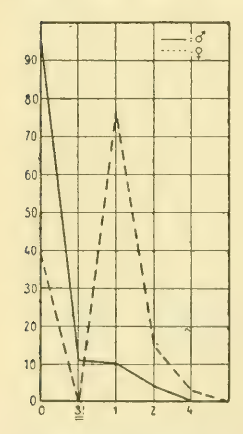
c) Zusammenfassung.

Nachdem wir die Entwicklung der Abdominalzeichnung kennen gelernt, sowie ihre Zusammensetzung, wollen wir zusehen, auf welchem Zustande A. caja sich zumeist befindet. Wir nehmen deshalb Textfig. 25 zur Hand. Wir sehen hier wieder recht deutlich, daß die Formen, die ich mit eingeklammerten Zahlen bezeichnet habe, Übergangsformen sind. Scheiden wir diese aus, so erhalten wir, sowohl für die Männchen als auch für die Weibchen, je eine ziemlich regelmäßige, eingipfelige Kurve. Die Männchen erreichen mit 4, die Weibchen mit 6 ihren höchsten Stand und fallen davon zu beiden Seiten ab. Beide variieren

zur helleren primitiveren Seite stärker als zur dunkleren, höheren. Wir sehen also wieder:

In bezug auf die Zeichnung und Färbung (da letztere identisch mit der Flügelfärbung) des Abdomens tendiert das Männchen zur helleren primitiveren, das Weibchen zur dunkleren höheren Entwicklungsstufe. Daraus folgt auch hier wieder eine weibliche Präponderanz. Im ganzen ist aber A. caja bereits auf einer recht hohen Stufe der Entwicklung angelangt.

In bezug auf die Thorakalzeichnung dagegen scheint die Imago der an Raupen gefundenen Gesetzlichkeit nicht zu folgen: Schröder sagt ja — die Thorakalsegmente seien einer höheren Zeichnung als einfacher Längsstreifung nicht fähig. Wohl haben wir bei primitiveren Faltern eine solche deutliche Längsstreifung des Thorax, ich erinnere nur an die mit primitiver Längsstreifung der Flügel versehenen Arctiiden wie: Ocnogyna pudica Esp., diva Stgr. und verschiedene andere. Sobald aber die Flügelzeichnung eine höhere wird, beginnen auch die Thorakallängsstreifen, wenn auch in langsamerem Tempo, seitlich zu verschmelzen. So finden wir denn auch bei A. caja, einem in der Flügelzeichnung sehr hochstehenden Tier, bereits eine totale Einfarbigkeit, — mit Ausnahme der Schulterdecken, die am längsten der allgemeinen Verdunklung Widerpart halten. Diese Stelle des Thorax entspricht ja auch der auf dem Abdomen am seltensten von Streifen überdeckten, d. h. den Grundfarbenlängsstreifen zwischen Subdorsale und Suprastigmale. Also auch am Körper der A. caja findet eine antero-posteriore Entwicklung statt.



Textfig. 27. Häufigkeitstabelle für das Vorkommen der 5 verschiedenen Schulterblattzeichnungen der Pilzschen A. caja L.

Wenden wir uns nun dem Schulterblatt zu und fassen dazu Textfig. 27 ins Auge[1]). Auf dieser Figur sehen wir, daß alle unsere Schlüsse in bezug auf das gegenseitige Verhalten von Männchen und Weibchen umgekehrt werden müßten, denn die meisten Männchen sind in 0, die meisten Weibchen in 1. Das heißt die Männchen neigen mehr dazu, die Längsstreifung ins höhere Stadium der Farblosigkeit überzuführen als die Weibchen. Nach unseren bis-

1) Ich habe auf dieser Tafel nachträglich die Formel 3 vor 1 gestellt, weil 3 einen dunkleren Eindruck als 1 macht.

herigen Betrachtungen wäre also hier eine männliche Präponderanz. Warum sich in diesem einzigen Merkmal die Regel dennoch nicht umkehrt, wäre nun zu erklären: Daß unsere früheren Schlüsse richtig sind, glaube ich zur Genüge belegt zu haben. Es könnte also hier nur ein Versehen vorliegen, und zwar darin, daß wir die Einfarbigkeit des Thorax der Männchen höher stellen als die Zeichnung der Weibchen. Wenden wir uns zur Lösung dieser Frage wieder den STANDFUSSschen Experimenten, d. h. der Tabelle auf p. 464 und 465, zu und verfolgen nach ihr die Variabilität der Schulterblätter. Wir sehen die normalen Tiere in den Weibchen mit 1, in den Männchen mit 0 bezeichnet, analog unserer Textfig. 27. Bei Kälteexperimenten, die wir nur für Rückschläge in Betracht ziehen konnten, erreichen wir fast durchweg 0, d. h. also, das ältere Stadium ist die Einfarbigkeit. Um diesen Schluß zu erhärten, müssen durch Wärmeexperimente Formen mit mehr Zeichnung auftreten, und tatsächlich, wir finden öfters Formel 2 und 4, und zwar 4 weitaus mehr bei den Weibchen. Wärmeexperimente können, wenn sie phyletische Formen bilden, nur fortschreitende event. auch Zukunftsformen hervorrufen. Es ist also wahrscheinlich, trotz des ursprünglichen scheinbaren Widerspruches, auch auf dem Thorax in bezug auf die Zeichnung (und Farbe) eine weibliche Präponderanz zu finden.

Welcher selektive Einfluß hier im Gegensatz zu anderen Stellen wieder das Vortreten eines an sich primitiveren Stadiums hervorruft, vermag ich nicht zu erklären. Wir haben es hier wahrscheinlich mit einer kleinen rückläufigen Entwicklung zu tun, die einsetzte, als das höchste Stadium der Einfarbigkeit erreicht war. Fassen wir nun unsere hier gefundenen Schlüsse kurz zusammen:

1. Es besteht eine ausgeprägte Korrelation in der Färbung des Thorax einerseits und der der Vorderflügel andererseits, des Abdomens und der Hinterflügel.
2. Wie sich ontogenetisch und phylogenetisch die Raupenzeichnung entwickelt — so entwickelt sich phylogenetisch die Körperzeichnung der Imago.
3. Die Imago hat ontogenetisch eine von der Raupenzeichnung vollkommen unabhängige Zeichnung.
4. A. caja hat sowohl als Raupe wie auch als Imago eine auf hoher Stufe stehende Zeichnung, die vielleicht nur am Thorax der Imago sekundär wieder einfacher geworden ist.

5. Wir erkennen auch in bezug auf die Farbe und Zeichnung des A. caja-Abdomens eine weibliche Präponderanz sowie eine anteroposteriore Entwicklung an.

IV. Abschnitt.

Variabilität der chitinösen Teile des A. caja-Körpers.

Wir wollen uns nun mit den Chitinteilen des Thorax, der Fühler, der Schuppen, Beine und des Abdomens befassen. Diese Teile sind allerdings von mir recht knapp berührt worden; einmal weil dazu eine große Zahl von Tieren anatomisch zu untersuchen gewesen wären, welche ich mir nicht verschaffen konnte, und zweitens, weil die zu dem Zwecke angestellten Versuche mir so gut wie ganz fehlschlugen, diese aber am deutlichsten etwaige Befunde erläutert hätten. Tiere, z. B. Standfussscher Versuche, durfte ich natürlich nicht zu diesem Zwecke benutzen. Es ist dieses ein sehr bedauerlicher Mangel meiner Arbeit, da gerade diese Falterteile sehr wenig bekannt sind und das Wenige erst in allerneuester Zeit mitgeteilt worden ist. Es stützt also die daraus gezogenen Schlüsse noch nicht das große Erfahrungsmaterial, welches zur Bearbeitung der Flügel und Thorakalteile die wesentlichste Hilfe leistete. Ich will deshalb jedesmal nach einer kurzen Darstellung meiner eigenen Untersuchungen mich, um ein klares Bild dieser Frage zu geben, hauptsächlich auf die Befunde anderer Forscher berufen.

A. Variabilität der Schuppen.

a) Eigene Untersuchungen.

Bei Durchsicht meines Materials in bezug auf die Variabilität der Schuppen folgte ich demselben Programm, wie es M. von Linden in einer später zu erwähnenden Arbeit tat.

Zunächst achtete ich auf die allgemeine Struktur und Pigmentierung der Schuppen und fand, gleich Urech, Linden und Fischer, daß zur Beurteilung namentlich der letzteren es sehr auf die verschiedene Beleuchtung ankommt, der die Schuppen während der Beobachtung unterworfen werden. Jede gefärbte Schuppe verhält sich in dieser Beziehung anders als eine andersgefärbte und bin ich deshalb gezwungen, die Schuppen nach ihrer Färbung gesondert zu untersuchen. Da es mir hierbei zunächst auf Form und Größe weniger als auf die Farbenwirkung der

Schuppen ankam, achtete ich nicht auf den Ort, von welchem ich die Schuppe den Flügeln entnahm. Ich erhalte folgende Resultate:

1. Die Schuppen des weißen Grundfarbenbandes der Vorderflügel

zeigen sich dem unbewaffneten Auge, auf dunklem Grunde, als kleine, weiße bis weißgelbe Gebilde. Bei geringer Vergrößerung im trockenen Zustande (Vergr. 1:12) erschienen sie weißglänzend. Bei stärkerer Vergrößerung (Vergr. 1:79) unterschied man deutlich das das Licht stark reflektierende, silberig glänzende Chitin und darunter eine milchweiße, matte Schicht. Hier schon sah man, daß letztere aus einer großen Anzahl einzelner Körner bestand. Wurde diese Schuppe mit derselben Vergrößerung bei durchfallendem Licht untersucht, so trat diese Sonderung noch deutlicher zutage: Das Chitin zeigte sich als eine gelbbraune, stark gefaltete resp. mit Leistchen versehene und durchsetzte klare Membran, das Innere des Schuppensäckchens aber war von einer gelblichen hyalinen Masse — dem Plasma — ausgefüllt, in welcher eine große Anzahl nun schwarz erscheinender Körnchen — Pigmentkörper — eingelagert war. Die Leistchen erschienen hell, von dunklen Linien parallel bekleidet, welch letztere bei Drehung des Kreuztisches bald schwanden, bald wieder erschienen und sich somit als Schatten dokumentierten. Wurde nun eine noch stärkere Vergrößerung (1:125) angewandt, so erschien alles deutlicher, ohne sich jedoch zu verändern. Wurde das durchfallende Licht abgeblendet — so daß nur noch auffallendes zur Perzeption kam — erschien das Schüppchen dunkelgelbbraun mit starkglänzender Chitinhaut. Wurde endlich die Schuppe in Kanadabalsam konserviert und dann in obiger Reihenfolge denselben Beobachtungen unterworfen, so zeigte sich ein ganz anderes Bild. Mit bloßem Auge gesehen war die Schuppe ganz durchsichtig weiß, bei schwacher Vergrößerung blieb sie ebenso, zeigte aber bei stärkerer silberige Randreflexe. Wurde nun wieder durchfallendes Licht benutzt, so bot sie sich dem Auge zwar wieder nur als durchscheinend weißes Gebilde, doch ließ sich schon die Granulation, infolge der Pigmenteinlagerung erkennen, wobei das Pigment grauweiß erschien, vorzugsweise am Vorderrande abgelagert war und an der Basis fast fehlte. Bei der stärksten angewandten Vergrößerung wurde das Bild, benutzte man durchfallendes Licht, nur deutlicher, ohne sich wesentlich zu verändern. Es fehlten bloß die die Leistchen begleitenden Schattenstreifen.

Auf dunklem Grunde waren die Schuppen gar nicht zu sehen, bei Anwendung der Sternblende erschienen sie milchweiß gerieft, und bei Benutzung des Vertikalilluminators stark silbrig, was durch totale Lichtreflexion an der Chitinmembran verursacht wurde.

2. Braune Schuppen der Zeichnungsbänder der Vorderflügel.

Beobachtung a: Auf dunklem Grunde mit bloßem Auge (als Trockenpräparat wie alle nächstfolgenden) = braun, etwa H.

Beobachtung b: Auf dunklem Grunde mit Vergr. 1 : 12 = hellerbraun, etwa M.

Beobachtung c: Auf dunklem Grunde, mit Vergr. 1:79 = an der Basis silbrigweiß zum Vorderrande zu brauner, etwa M.

Beobachtung d: Bei durchfallendem Licht mit Vergr. 1:79 = ganz analog dem Verhalten der weißen Schuppen bei gleicher Beobachtung, nur erschien die Granulation dunkler und dichter, ohne eine spezifische Farbe.

Beobachtung e: Bei durchfallendem Licht mit Vergr. 1:125 = ebenso, nur deutlicher.

Beobachtung f: Auf dunklem Grunde mit Vergr. 1:125 = unsichtbar oder total reflektierend.

Als Kanadabalsampräparat präsentieren sich die Schuppen durchweg durchsichtiger und daher in den Farben um eine Nuance heller und lebhafter. Bei den Beobachtungen a und b war kein wesentlicher Unterschied mit den entsprechenden (der Versuchsreihe bei trockenen Präparaten) zu konstatieren. Bei Beobachtungen c und f waren die Schuppen silbrigglänzend, aber ohne eine ausgesprochene Farbe. Beobachtung d zeigte eine Aufhellung der Färbung bis zum Ton M und bei Beobachtung e zeigte sich die starke Riefung resp. Leistchenbildung, ferner die weißlichgelbe Chitinfarbe, das gelbe Plasma und die dunkle Granulierung. Bei dieser Beobachtung ließ sich ein weißes Schüppchen von einem braunen überhaupt nicht unterscheiden, da die Pigmente — lichtundurchlässig — in jedem Falle nur als schwarze bis grauschwarze Pünktchen erschienen. Betrachten wir nun in analoger Weise:

3. Die roten Schuppen der Hinterflügelgrundfarbe.

Beobachtung a: Rot bis rotgelb.

Beobachtung b: Etwas heller.

Beobachtung c: An der Basis ist die Farbe überdeckt durch das silbrige Glänzen des Chitins.

Beobachtung d: Das Bild ist genau dasselbe, wie bei der gleichen Beobachtung der weißen Schüppchen. Die Granulation ist dichter am Vorderrand und zeigt einen rötlichen Schimmer.

Beobachtung e: Das Bild gleicht wieder dem analogen weißen und braunen Schuppenbild.

Beobachtung f: Unsichtbar oder total reflektierend.

Diese Versuche wurden mit trockenen Präparaten angestellt.

Bei Canadabalsam-Präparaten ergab sich etwa folgendes Bild: Bei

Beobachtung a: hellrot durchscheinend mit schwach bräunlicher Deckung, die durch die Eigenfarbe des Chitins hervorgerufen wurde.

Beobachtung b: Rotbraun milchig.

Beobachtung c: Rotbraun milchig, nur dunkler.

Beobachtung d: Rosa milchig, nur die Adern entlang gelblichbraun.

Beobachtung e: Analog allen anderen Schuppen bei der gleichen Beobachtung.

Beobachtung f: Unsichtbar oder schwach-silbrig reflektierend.

Wenden wir uns nun den nächsten dunklergefärbten Schuppen zu:

4. Die schwarzen Schuppen der Hinterflügelzeichnung.

Trockene Beobachtung a: Tiefmatt braunschwarz.

Trockene Beobachtung b: Tiefmatt braunschwarz.

Trockene Beobachtung c: Tiefmatt braunschwarz mit silbrigglänzenden Rändern.

Trockene Beobachtung d: Granulation stark und besonders am Vorderrand; sonst wie die anderen Schuppen.

Trockene Beobachtung e: Analog den anderen gleichsinnigen Beobachtungen.

Trockene Beobachtung f: Unsichtbar.

Canadabalsampräparat.

Beobachtung a: Mattgrau-schwarz.

Die übrigen Beobachtungen b—f ebenso wie die analogen Beobachtungen der Trockenpräparate, nur ist der schwarze Ton etwas heller wegen seiner Durchsichtigkeit.

5. Schuppen des Blauschillers der Hinterflügelzeichnung.

Zunächst im trockenen Zustande untersucht.

Beobachtung a: Blauviolett schillernd.

Beobachtung b: Grünlich, bläulich und rötlich bis schwarz, in der Färbung wechselnd, je nachdem das Licht die Schuppen trifft.

Beobachtung c: Grünlich, bläulich und rötlich bis schwarz mit leichtem Glänzen des Chitins.

Beobachtung d: Analoges Verhalten wie bei allen anderen Schuppen. Bei Drehung des Kreuztisches erscheint über der dichten schwarzen Granulation ein zartes Schillern der oberen Chitinschicht.

Beobachtung e: Ganz identisch den schwarzen Schuppen.

Beobachtung f: Fast unsichtbar, nur bei Drehung des Kreuztisches schwaches Aufleuchten der lichtbrechenden Schicht.

In Canadabalsam eingebettet geht fast durchweg das Schillern verloren. Wir haben hier eine Interferenzwirkung vor uns: Die mit dunklem, wohl schwarzem Pigment gefüllten Schuppensäckchen haben eine stark lichtzerlegende Chitinoberhaut und darunter eine Luftschicht, welche bei der Durchführung der Schuppe durch die Alkohol-Xylol-Reihe verdrängt wurde und deshalb die Interferenzwirkung nicht mehr hervorrufen kann. Die Beobachtungen a—f unterscheiden sich von allen vorherigen, mit andersfarbigen Schuppen angestellten, nur insofern, als die Granulation eine ungleich dichtere ist und zumal am Vorderrande das Schüppchen vollkommen lichtundurchlässig macht. Suchen wir nun aus allen Vorstehenden den Schluß zu ziehen:

Die Schuppen aller Farben wirken (exkl. den blauschillernden) verschieden — nur so lange schwache Vergrößerungen auf dunklem Felde bei der Beobachtung benutzt werden. Bei stärkerer Vergrößerung und durchfallendem Licht sehen wir in allen Fällen: hellgelbbraunes Chitin, gelbliches Plasma und eine Granulation von lichtundurchlässigen, daher schwarz erscheinenden Körnchen des jeweiligen Pigmentes. Je dunkler die Schuppenfarben, desto dichter diese Granulation. Sowohl blau wie auch, zum Teil wenigstens weiß sind Interferenzerscheinungen, wobei allerdings eine Pigmentschicht als Untergrund dient. Die Lichtbrechung erfolgt einerseits durch eine eigentümliche Chitinstruktur (vgl. Urech, L. N. 112 u. 113), andererseits durch die Ausfüllung der Schuppensäckchen mit Luft (vgl. Mayer 1896 in L. N. 16 und Spuler 1895, L. N. 97). Bei stärkster Vergrößerung auf dunklem

Grunde überwiegt die Lichtreflexion der oberen Chitinschicht derart die Farbenwirkung, daß letztere nicht mehr zu sehen ist. Wurde dagegen durchfallendes Licht zugelassen, so sah man bei Trockenpräparaten die dicht gestellten, einander fast parallelen Chitinleistchen, die deutliche Schatten werfen. Letztere verschwanden bei der analogen Kanadabalsampräparat-Beobachtung, weil die Leistchen hier durchsichtig wurden.

Nun wenden wir uns dem äußeren Bau der Schuppen zu. Wir wissen nach KETTELHOID [vgl. weiter Kap. II, Abschn. 4 A b) Fußnote 1)], M. v. LINDEN (L. N. 53, 58—60), URECH (L. N. 112, 113), FEDERLEY (L. N. 16), KOSMINSKY (L. N. 47) u. a. m., daß die Schuppen auf jedem Bereich des Flügelfeldes in ihrer Form und Ausbildung wechseln. Wir müssen deshalb bei einer Untersuchung derselben einige ganz bestimmte Gebiete des Flügels wählen, aus denen wir, bei allen Versuchstieren in gleicher Weise, die Schuppen entnehmen. Als solche 4 Gebiete liegen folgende von mir ausgewählten vor:

1. Das Wurzelgebiet zwischen Ader I und V, nicht über das Grundband b und b′ hinaus.
2. Das Diskoidalfeld, exkl. der Wurzelgegend.
3. Das Gebiet zwischen Ader II_5 und IV_2, von der Diskoidalquerader bis zum Saume der Flügelmembran.
4. Das äußere, seitliche Saumgebiet (Saumfransen).

Es ist klar, daß bei der Entnahme der Schuppen aus einem dieser 4 Gebiete, sei es auf den Vorderflügeln, sei es auf den Hinterflügeln — oberseits oder unterseits —, es nicht zu vermeiden war, mit dem Pinsel auch benachbarte Gebiete zu streifen und somit versehentlich auch von diesen Gebieten einzelne Schüppchen ins Präparat einzuführen. Ich habe deshalb in jedem Präparate taxationsweise das Vorkommen einzelner Schuppentypen bestimmt und gewann dadurch die Einsicht: welche Schuppen nicht und welche wohl zu dem zu behandelnden Gebiete gehören. An Totalflügelpräparaten ließ sich dann auch noch das Urteil korrigieren.

Wie bereits wiederholt erwähnt, sind mir meine Temperaturversuche faßt mißglückt und konnte ich deshalb, abgesehen von einigen Freilandaberrationen, nur normale oder annähernd normale Tiere zu diesen Untersuchungen verwenden und auch solche nur in sehr geringer Zahl. Ich verweise deshalb häufig notgedrungen auf fremde Literatur, die sich vorwiegend mit Temperatureinflüssen auf die Schuppen befaßt.

Ich selbst ging bei diesen Untersuchungen folgendermaßen vor: Ich sah mein mir zur Verfügung stehendes Material mit Lupe und Mikroskop so genau wie irgend nur möglich durch. Alsdann wählte ich die typischsten Tiere heraus und entnahm diesen erst die Schuppen. Die an diesen Präparaten gefundenen Resultate verglich ich wiederum mit dem ungestörten Material. Durch diese Arbeitsweise hoffe ich, trotz des Mangels an einer genügenden Anzahl mikroskopischen Materials, recht genaue Daten geben zu können.

Zunächst betrachten wir die Merkmale, die allen A. caja in gleicher Weise zukommen: Die Schuppen variieren auf jedem der Flügel oberseits wie unterseits in ihrer Größe. Und zwar sind die Schuppen am größten an der Flügelwurzel, nehmen zum Diskoidalfeld ab und sind im Saumfeld am kleinsten. Die Saumfransenschuppen sind jedoch von diesen Schuppen zu trennen, sie differieren nicht nur bedeutend in der Form, sondern auch in der Größe; sie sind die längsten Schuppen am Körper der A. caja, wenn wir von allen echten Haarschuppen absehen. Die Wurzelfeldschuppen (nicht Haare) variieren in der Länge von 520 μ bis 800 μ, sind schlank und noch recht haarähnlich, sie haben keine oder sehr wenige Processus; ihre größte Breite liegt in der Höhe des basalen Drittels. Bei der Maßangabe der anderen Schuppen müssen wir unterscheiden zwischen den Grund- und Deckschuppen. Erstere variieren im Diskoidalfeld von 200 bis 280 μ Länge, letztere von 240 bis 480 μ. Die größte Breite beider Schuppenarten liegt am Vorderrand, wobei die der Grundschuppen die Breite der Deckschuppen oft um das Doppelte übertrifft. Die Grundschuppen des Saumfeldes variieren von 145 bis 200 μ, die Deckschuppen von 240 bis 305 μ in der Länge. Deck- und Grundschuppen kommen sich also ein wenig näher, zumal in ihrer Breite, die letzteren sind nur ca. um $^1/_4$ bis $^1/_2$ breiter als erstere. Die größte Breite beider liegt wieder am Vorderrande. Als letzte kommen die Saumfransenschuppen in Betracht. Diese zerfallen zwar nicht in Grund- und Deckschuppen, werden aber zu denen des Saumfeldes durch kleinere Zwischenformen übergeleitet. Ihre Länge variiert demgemäß in einer großen Variationsbreite, und zwar von 296 bis 1040 μ. Sie zeichnen sich durch die allmählich spitzwinklig zunehmende große Breite aus, die das vier- und fünffache der Deckschuppenbreite betragen kann. Maße für die Breite gebe ich absichtlich nicht, denn dieses

hängt mit der Zahl der Processus zusammen und variiert in ganz unbestimmbaren Grenzen an allen Schuppen der Flügel.

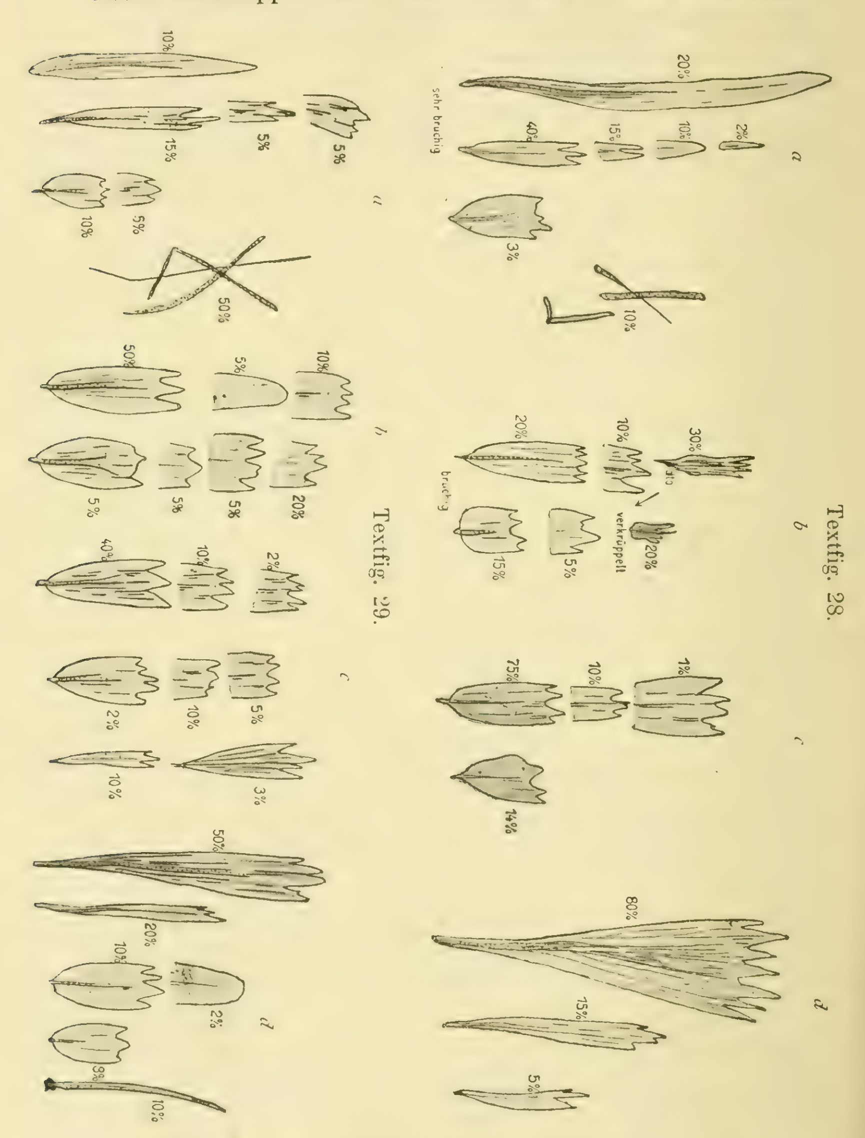
Ein Sinus ist bei den A. caja-Schuppen nie vorhanden. Ein Stiel nur in sehr geringem Entwicklungsgrade, er fehlt aber nirgends und nimmt etwas zu, je weiter man zur Wurzel der Flügel kommt.

Was nun die innere Struktur betrifft, so sehen wir an allen Schuppen (mit Ausnahme einiger haarähnlicher im Wurzelfeld) eine Anzahl paralleler Leistchen. Diese Anzahl nimmt von der Wurzel zum Außenrande zu und wird in den Saumfransenschuppen sehr groß. Hier sind die Leisten auch weit stärker, so daß die ganze Schuppe stark geriefelt erscheint (vgl. weiter unten die H. FEDERLEYsche Erklärung dafür).

Durch die Mitte der Schuppe, vom Stiel aus gerechnet, scheint ein Hauptzufuhrkanal zu führen, etwa wie der Mittelnerv eines Blattes. Durch den hohlen Stiel wird wohl durch diesen Kanal Plasma und Pigment in die Schuppen getrieben. Ersteres verteilt sich dann seitlich in der ganzen Schuppe (letzteres mehr am Vorderrand) und bleibt besonders dicht in diesem Kanale zurück. Der Kanal erweist sich bei stärkerer Vergrößerung als ein breiter Zwischenraum (breiter als normal) zwischen zwei Leistchen, der, da die Schuppe in der Mitte dicker ist, auch in der Höhe einen größeren Durchmesser hat als die anderen Kanäle, die durch die lateralwärts liegenden Leistchen gebildet werden. Da sich die Leistchen zum Vorderrande zu etwas mehr spreizen, zugleich auch flacher werdend, allmählich sich verlieren, geschieht dasselbe auch mit den Kanälen, die dadurch ihren geschlossenen Charakter verlieren. Wirklich geschlossene Röhren sind diese Kanäle allerdings nicht, da die Leistchen nicht ihrer ganzen Länge nach die obere und untere Schuppenmembran berühren, sondern diese nur stellenweise zäpfchenartig voneinander abspreizen.

Am Wurzelfelde sitzen haarähnliche Gebilde in der Nähe der oberen und vorwiegend der unteren Saumpartie, sowohl der Vorder- als auch der Hinterflügel. Sie erreichen eine Länge, besonders am Wurzelrande der Hinterflügel, von 5 mm, haben höchstens 3 bis 4 Leistchen und verbreitern sich nach und nach (saumwärts), wodurch sie zu den Wurzelfeldschuppen überleiten. Die Haarschuppen sind processuslos. Mit abnehmender Größe der Schuppen von der Wurzel zum Saum nimmt die Zahl der Processus zu. Einige Zahlen, die von einem Normal-A. caja-Typus stammen, mögen das beweisen (vgl. Textfig. 28—35):

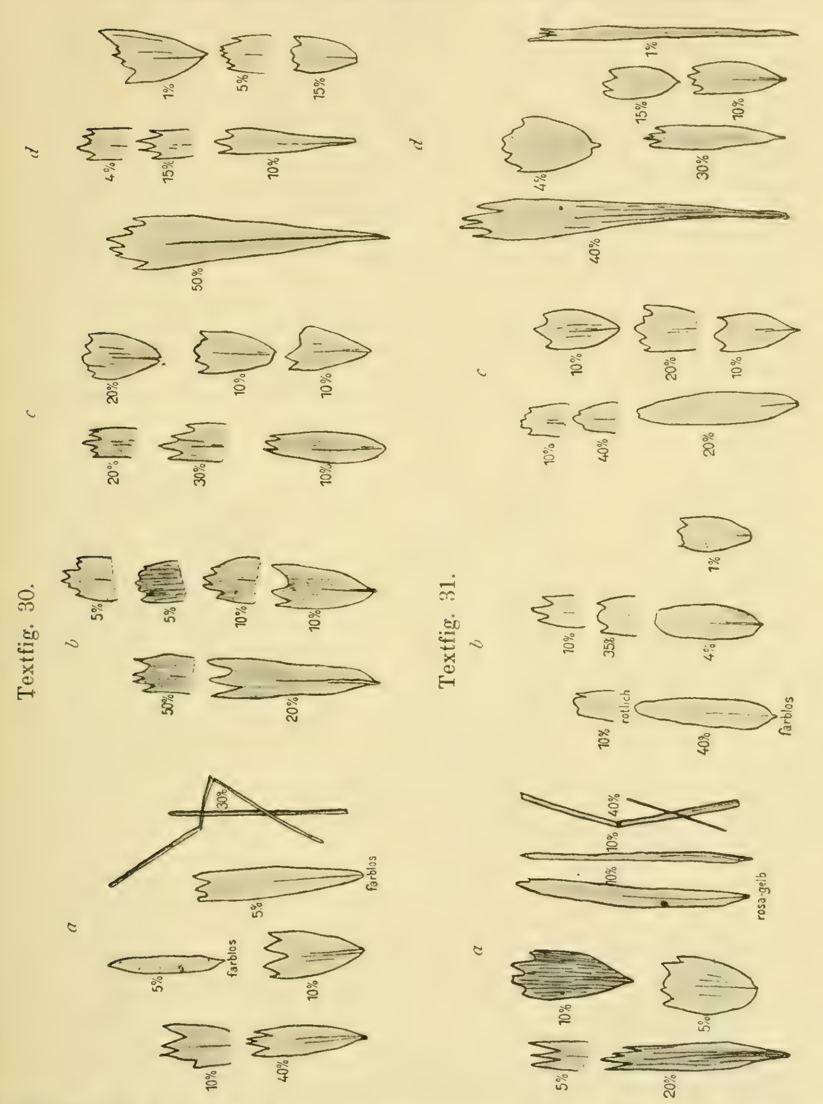
Wurzelfeldhaarschuppen: besitzen 0 bis 3 Processus.
Echte Wurzelfeldschuppen: haben 1 bis 4 Processus.
Die Deckschuppen des Diskoidalfeldes: 1 bis 5 Processus.



Textfig. 28. Arctia caja L., Normaltier (meine Zucht, Nr. 101), ♀. *a* V. O. Wurzel. *b* V. O. Discoid. *c* V. O. II_5—IV_2. *d* V. O. Saum. — Oc. 2*, Obj. C, Vergr. 1 : 125.

Textfig. 29. Arctia caja, Normaltier (meine Zucht, Nr. 101). *a* H. O. Wurzel. *b* H. O. Discoid. *c* H. O. II_5—IV_2. *d* H. O. Saum. — Oc. 2*, Obj. C, Vergr. 1 : 125.

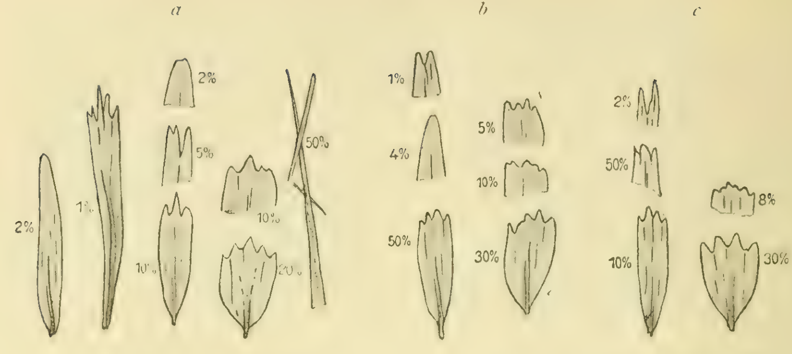
Die Grundschuppen des Diskoidalfeldes: 3 bis 6 Processus.
Die Deckschuppen des Saumfeldes: 2 bis 5 Processus.

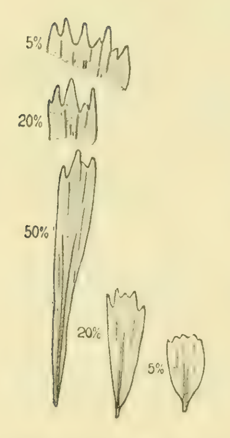


Textfig. 30. Arctia caja, Normaltier (meine Zucht, Nr. 14), ♀. *a* V. O. Wurzel. *b* V. O. Discoid. *c* V. O. IV_2—II_5. *d* V. O. Saum. — Oc. 2*, Obj. C, Vergr. 1 : 125.

Textfig. 31. Arctia caja, Normaltier, (meine Zucht, Nr. 14). *a* H. O. Wurzel. *b* H. O. Discoid. *c* H. O. II_5—IV_2. *d* H. O. Saum. — Oc. 2*, Obj. C, Vergr. 1 : 125.

Die Grundschuppen des Saumfeldes: 3 bis 6 Processus.
Die Saumfransenschuppen: 4 bis 8 Processus.

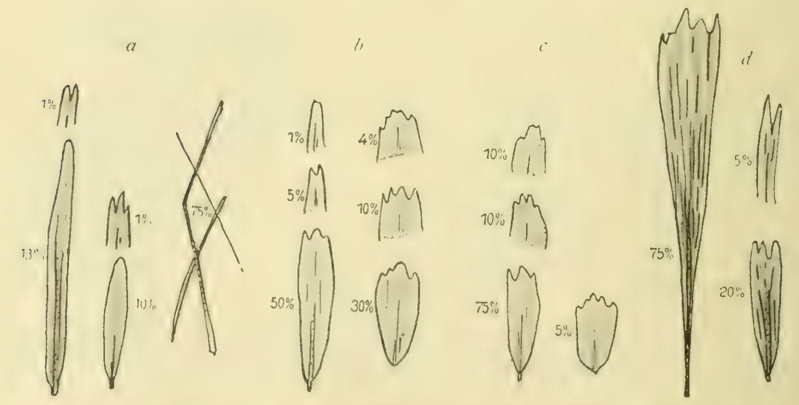




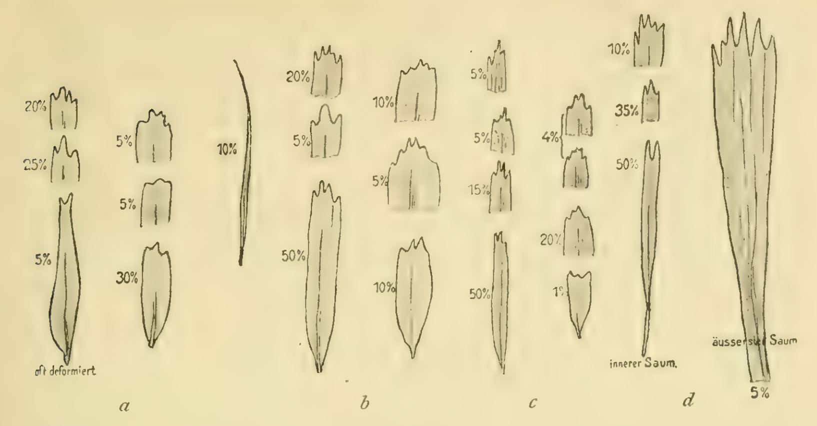
Textfig. 32. Arctia caja L., albinistisches Tier, (Nr. 1250), ♂. *a* V. O. Wurzel. *b* V. O. Discoid. *c* V. O. II_5—VI_2. *d* V. O. Saum. — Oc. 2*, Obj. C, Vergr. 1 : 125.

Je mehr Processus eine Schuppe trägt, desto breiter ist sie am Vorderrande, desto stumpfer aber werden die Processus mit Ausnahme derjenigen an den Saumfransenschuppen.

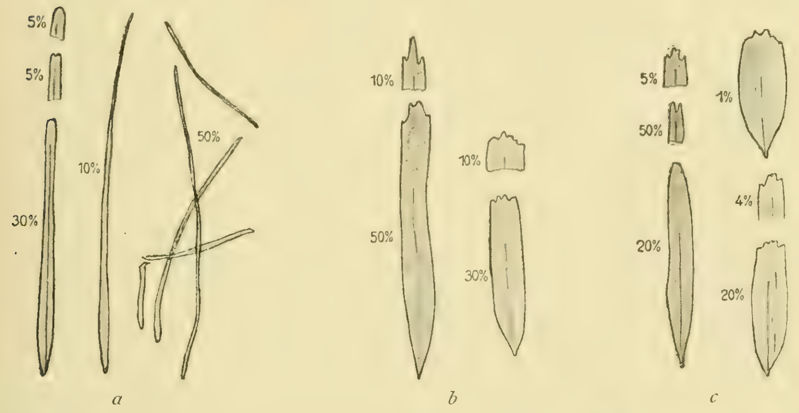
Die Zahlen und Maße beziehen sich sowohl auf die Vorder- wie auch auf die Hinterflügeloberseite. Auf allen diesen Textfiguren bedeutet: V.O. = Vorderflügeloberseite, V.U. = Vorderflügelunterseite, H. O. = Hinterflügeloberseite, H.U. = Hinterflügelunterseite. Nur sind die Schuppen der Hinterflügel ein wenig breiter mit spitzeren Processus versehen und auf dem Wurzelfeld stehen



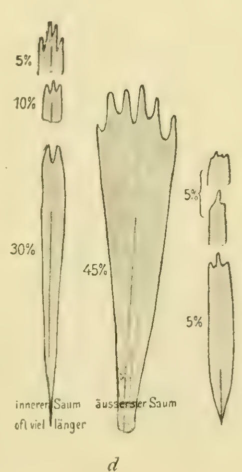
Textfig. 33. Arctia caja L., albinistisches Tier (Nr. 1250). *a* H. O. Wurzel. *b* H. O. Discoid. *c* H. O. II_5—IV_2. *d* H. O. Saum. — Oc. 2*, Obj. C, Vergr. 1 : 125.



Textfig. 34. Arctia caja L., melanistisches Tier (Nr. 1251), ♂. *a* V. O. Wurzelfeld. *b* V. O. Discoid. *c* V. O. II_5—IV_2. *d* V. O. Saum. — Oc. 2*, Obj. C, Vergr. 1 : 125.



Textfig. 35. Arctia caja L., melanistisches Tier (Nr. 1251), ♂. *a* H. O. Wurzel. *b* H. O. Discoid. *c* H. O. II_5—IV_2. *d* H. O. Saum. — Oc. 2*, Obj. C, Vergr. 1 : 125.



eine größere Anzahl Haarschuppen, welche zugleich auch die der Vorderflügel in der Länge übertreffen. Die Textfiguren 28—35 mögen dieses veranschaulichen. Aus diesen Figuren, die immer typischen Stücken entnommen sind, ersehen wir noch einiges andere Wesentliche, u. a. daß auf dem Wurzelfeld die Grundschuppen fast ganz fehlen und erst auf dem Diskoidalfeld be-

trächtlich an Zahl zunehmen, wo sie auch ihre höchste Ausbildung erreichen, um am Saumfelde wieder zu schwinden. Die Deckschuppen dagegen sind gerade hier auf dem letzteren am besten entwickelt. Aus diesen bilden sich saumwärts nach und nach die Saumfransenschuppen.

Die Schuppen der Unterseite sind in allen Punkten denen der Oberseite gleich, nur stehen sie weit unregelmäßiger und undichter. Am Wurzelfeld sind sie dazu noch schief genagelt (besonders am Haftfeld der Hinterflügel), d. h., während die Oberseitenschuppen aus den Interkostalräumen in einem spitzen Winkel von ca. 30° zu den Adern zusammenlaufen — in der Richtung von Flügelwurzel zum Saum —, stellen sich die Haftfeldschuppen steiler und stoßen unter einem Winkel von 45 bis 50° auf die Adern.

Vergleichen wir nun die Schuppen der Männchen und Weibchen miteinander:

Die Schuppen weiblicher Individuen sind meist größer als die der Männchen, weil die Flügel ersterer (wie ich schon früher in Kapitel II, Abschnitt 1a, nachwies), fast stets größer sind. Außerdem ist die Variationsbreite in bezug auf die Anzahl der Processus eine größere. Ich vermute, ohne es allerdings mit Bestimmtheit nachweisen zu können, daß die Schuppen der Weibchen dichter granuliert und mit mehr Leistchen versehen sind als die der Männchen. Das mir zu Gebote stehende Material ist zu gering, um daraus in dieser Richtung sichere Schlüsse ziehen zu können.

Wir wollen nun Vergleiche anstellen zwischen den normal gefärbten Tieren und solchen, die entweder zum Albinismus oder zum Melanismus neigen. (Man vergleiche dazu die Textfiguren 28—31 einerseits mit denen 32—33, anderseits mit denen 34 bis 35.) Zu diesen Untersuchungen benutzte ich nur Freilandtiere; die ersten kamen aus der Pilzschen, Standfussschen und der Berliner Sammlung, wovon ich mikroskopisch nur ein mir von Prof. Standfuss überlassenes Tier und einige aus meiner Zucht untersuchen konnte. Die melanistischen Tiere (Textfig. 34 und 35) stammen durchweg aus der Philippschen Sammlung, wovon mir der Besitzer selbst in zuvorkommendster Weise ein Pärchen zu mikroanatomischen Zwecken dedizierte. Diese letzteren stammen aus Frankfurt a. M., wo sie im heißen Sommer 1911 von einem Freunde des Herrn Fabrikanten Philipps, Herrn Helbig (Köln), am Südhange eines Eisenbahndammes als Puppen gefunden wurden;

es dürften somit natürliche Hitzeformen sein. Eines dieser Tiere ist auf Taf. XIX, Fig. 11 abgebildet. Ebenso finden sich mit den eben erwähnten Tieren indentische dort abgebildet, und zwar: albinistische durch Fig. 1 und 2, melanistische durch die Figuren 9, 10, 11 und 12.

Betrachten wir die Flügel solcher Formen unter der Lupe, so sehen wir, daß sowohl die albinistischen (Textfig. 32 und 33) wie auch die melanistischen Tiere von der Norm abweichende Schuppen haben. Entweder sind dieselben asymmetrisch oder sie stehen von der Membran ab, oder endlich, wie das besonders an meinem Kölner melanistischen Exemplar zu sehen ist: die Schuppen stehen sehr undicht und unregelmäßig, wodurch die Flügel fast durchsichtig werden. Vgl. Taf. XIX, Fig. 11.

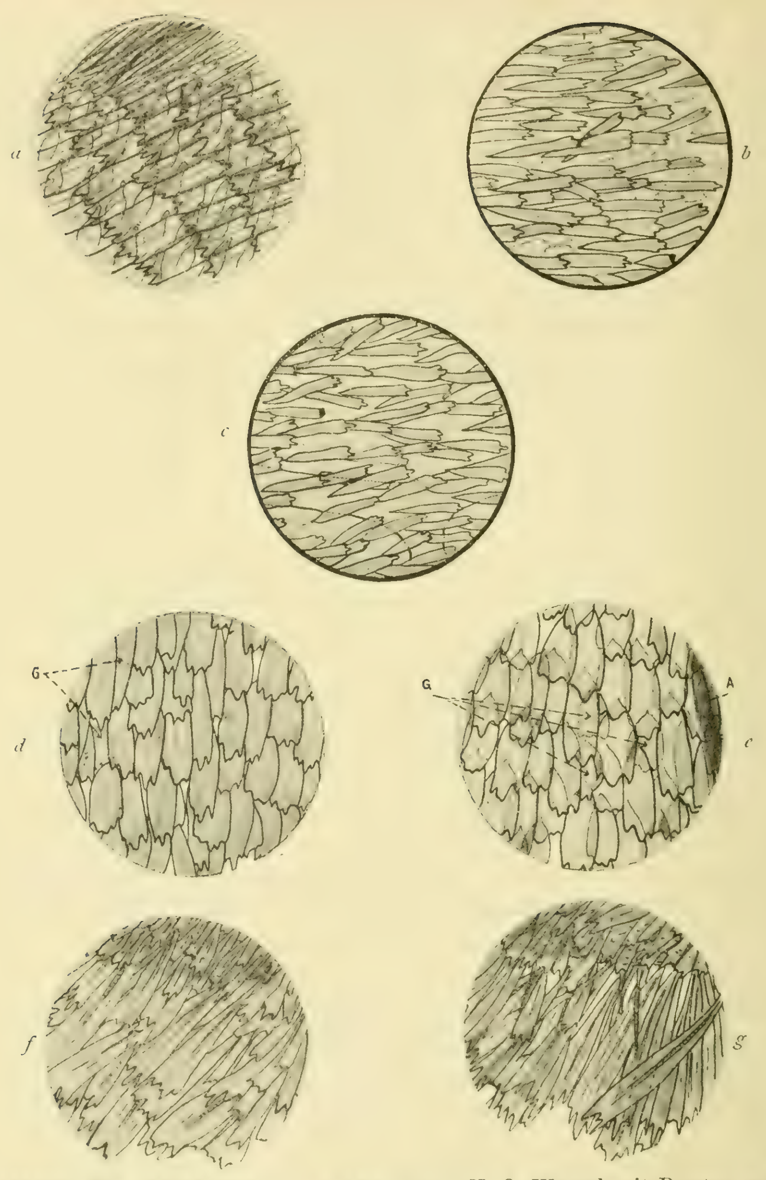
Das helle Tier, wohl durch mäßige Wärme entstanden zu denken, besitzt kleinere Schuppen als normal mit geringeren, stumpferen Processus. Das dunkle Hitzetier ebenso, nur daß die Schuppen zugleich schmäler werden, was besonders an den Grundschuppen des Saumfeldes zu bemerken ist. Zum Vergleiche lege ich diesen Ausführungen die Textfig. 36 bei, in der Fig. *a*, *d* und *e* die Schuppen einem Normaltiere, bei Fig. *f* und *g* einem albinistischen und bei Fig. *b* und *c* einem melanistischen Tiere entnommen sind[1]). Um nun diese Umänderungen verstehen zu können, wollen wir uns klar werden, auf welche Weise die Schuppen entstehen und welche Kräfte, die bei deren Bildung verwendet werden, durch Temperatur und andere Reize gehemmt resp. verändert werden. Ich will deshalb die in Federleys Arbeit (L.N. 16) genannte Untersuchungen Alfred Goldsborough Mayers[2]) in aller Kürze wiedergeben:

Während des Wachsens der Flügelzellen in der Raupe scheiden diese ein Sekret aus, welches zu der künftigen Chitinschuppenbildung dient und langsam erhärtet, und zwar in Säckchenform. Aus den so gebildeten primären Schuppensäckchen zieht sich der Zellinhalt wieder zurück. Innen sind die Säckchen durch

---

1) In diesen Figuren kam es mir nicht darauf an bestimmte Flügelstellen für alle Varianten gleich zu wählen. Wohl tat ichs für meine Schlüsse. Hier aber wollte ich nur den allgemeinen Charakter der einzelnen Typen darstellen.

2) A. G. Meyer, „The development of the wing scales and their pigment in butterflies and moths“. Bull. of the Museum of Compar Zool. at Harvard College XXIX, Nr. 5, p. 209—236, Cambridge (Mass.) 1896.



Textfig. 36. Arctia caja L. *a* (Nr. 101). H. O. Wurzel mit Borsten und Haarschuppen bis zur Mitte. V. O. Wurzelfeld. Oc. 2*, Obj. C, Vergr. 1 : 125. — *b* (Nr. 1251). Grund- und Deckschuppen des Discoidalfeldes d. Vord. Obers. Oc. 2, Obj. A, Vergr. 1 : 54. — *c* ♂ (Nr. 1251). Hinterfl. Obers. Discoid. Oc. 2, Obj. A, Vergr. 1 : 54. — *d* (Meine Zucht Nr. 14). V. O. Ader II_5. — *e* (Meine Zucht Nr. 14). H. O. Ader II_5. Oc. 2, Obj. C, Vergr. 1 : 125. — *f* (Nr. 1250). V. O. Saum an der Vorderspitze. Oc. 2, Obj. C, Vergr. 1 : 125. — *g* (Nr. 1250). H. O. Vorderspitzesaum. Oc. 2*, Obj. C, Vergr. 1 : 125. — Bemerkung: V. O. = Vorderflügeloberseite, V. U. = Vorderflügelunterseite, H. O. = Hinterflügeloberseite. H. U. = Hinterflügelunterseite.

besondere Zellausscheidungen in Form von Leisten verfestigt. In die nun hohle Schuppe wandert das Pigment in einer Flüssigkeit — der Hämolymphe — suspendiert ein. Bei weißen Schuppen wird das Pigment oft durch Luft ersetzt. Die restierende Zellmasse bildet die Flügelmembran, auf der senkrecht zu den Adern kleine Leistenwülste sitzen. Auf diesen letzteren stehen die Schuppen zu Reihen geordnet. Auch die Flügel selbst entstehen durch analoge, abgeflachte Chitinsäcke, deren dorsale und ventrale Seiten miteinander verschmelzen. Nur die Adern oder Rippen bleiben als zuführende Kanäle erhalten. Die Verwachsung erfolgt durch Zwischenlagerung von Zellbündeln, um beim „Wachsen" der Flügel, wobei auch wieder Hämolymphe hineingepreßt wird, nicht ballonartig aufzutreiben.

Nach Federley (L. N. 16) sind die Schuppen analog den Flügeln beim Eindringen der Hämolymphe einem starken Druck ausgesetzt. Das läßt sich aus dem Unterschiede zwischen den leeren weißen und den gefüllten pigmentierten Schuppen ersehen. Besonders letztere sind durch Chitinbrücken verhindert, sich in die Dicke auszubreiten, wie es auch bei den Flügelsäcken der Fall ist. Aus Mangel des inneren Druckes sind die weißen Schuppen meist lang und schmal, pigmentierte dagegen, da hier Hämolymphe als Trägerin des Pigments eindringt, breit und kurz. Im äußersten Fall, d. h. wenn der Druck bei letzteren am größten ist, verlieren sie sogar die Processus und die Leisten. Die Rippenschuppen sind zumeist lang und schmal, weil sie erst gebildet werden, wenn die anderen schon fertig sind, der Druck aber da, wie Urech nachwies, mit fortschreitender Entwicklung geringer wird.

Das, was Federley von den weißen Schuppen sagt, trifft bei A. caja nur bedingt zu. Hier wird, ebenso wie in den braunen, roten und schwarzen Schuppen, Pigment neben der Luft abgelagert. Daher sind die weißen Schuppen in der Form auch nichts anderes als die pigmentierten. Allerdings, das wäre hier nachzutragen, habe ich auch pigmentlose weiße Schuppen gefunden, aber nur bei abnormer Ausbildung der Farben. Die weiße Zeichnung ist dann ganz klar durchscheinend und sehen solche Tiere, da auch die anderen Farben stark aufgehellt sind, wie ausgeblichen aus. Ein solches Tier ist auf Taf. XIX, Fig. 1, wenigstens in bezug auf das weiße Grundfarbenband, wiedergegeben.

Da die Veränderungen in der Färbung bereits in Kap. II, Abschnitt 2 in bezug auf die Flügel besprochen wurden, über die der Schuppen sich aber nichts Neues in dieser Beziehung sagen

läßt, blieben nur noch die Formveränderungen der letzteren zu ergründen, d. h. die Ursache zu suchen, wodurch diese sich ändern.

Dieses haben Kosminsky, Urech und besonders Federley in ausführlichstem Maße getan. Letzterer fragte sich z. B., können nicht künstliche Einflüsse die Druckverhältnisse ändern und dadurch zugleich Form und Farbe der Schuppen? Und tatsächlich, er so wie andere fanden unter anderem, daß bei:

Trockener Hitze infolge von Verdunstung der Hämolymphe der Druck sich reduziert und die Schuppen kleiner werden. (Wie es bei meinem melanistischen Kölner Tier geschehen.)

Feuchte Hitze steigert den Druck und damit den Größenzuwachs der Schuppe.

Mäßige Temperaturen steigern den Stoffwechsel — die Zirkulation der Hämolymphe —, wodurch sich das Chitin festigt usw. Bei Besprechung der Befunde anderer Forscher komme ich darauf zurück.

Wir haben also bei der Schuppenbildung einen dreifachen Einfluß zu verzeichnen: Direkte und indirekte Wirkung äußerer Faktoren bewirken eine Änderung der Farben in analogem Sinne, wie dieses bereits für die Gesamtfärbung der Flügel dargelegt wurde. Durch Temperatur und Feuchtigkeit wird der innere Druck gesteigert oder gemildert und es wird dadurch eine Formveränderung der Schuppen erzielt. Und endlich: künstlicher Einfluß verbessert respektive verschlechtert das Chitin, wodurch es anders als normal auf den Druck reagiert und die Schuppe deswegen wiederum einer Formveränderung unterliegt.

Jetzt wollen wir die Abdominal- und Thorakalschuppen besprechen. Auf dem Abdomen der A. caja unterscheiden wir vier Arten von Schuppen. 1. Lange dünne Haargebilde ohne Processus und Leisten, ohne Stiel und Sinus, meist rötlich pigmentiert (diese Schuppen fehlen unterseits). 2. Kürzere deckschuppenähnliche processuslose oder processusarme (0—2) Schuppen, die fast denselben Bau haben, wie die Wurzelfeldschuppen. Auch bei ihnen liegt, wie bei diesen, die größte Breite im basalen Drittel. Sie messen in der Länge etwa 180—260 μ. 3. Ganz kleine lanzettliche, meist sehr dünnwandige und stets processuslose Schuppen, deren Länge von 136—220 μ schwankt. 4. Eine Kategorie verschrumpft erscheinender Schuppen von wechselnder Gestalt und Form, bald den Grundschuppen, bald den Saumfransenschuppen ähnlich, mit keinem bis sieben Processus. Diese treten selten auf und in einer spezifischen Form nur vereinzelt.

Auf dem Thorax der A. caja unterscheiden wir nur eine Art von Schuppen, und zwar von $^1/_8$ bis zu $^1/_2$ cm lange, innen hohle, mit wenigen ganz feinen Leistchen versehenen stark granulierten Haargebilde. Sie sitzen direkt auf dem Chitinskelett auf. Sogenannte Grundschuppen gibt es nicht. Zur Unterseite, zum Kopf, zum Abdomen und zu den Flügeln hin nehmen diese Schuppen an Länge ab und leiten dadurch zu den Haargebilden dieser Teile über.

Damit schließe ich die Wiedergabe meiner eigenen Beobachtungen und nenne nun die

b) Befunde anderer Forscher.

Wir wenden uns jetzt den wenigen, zum Teil schon angedeuteten Nachrichten zu, die wir in der Literatur verstreut vorfinden. Da ist zunächst wieder eine Arbeit A. Spulers zu nennen (L. N. 97). Hören wir, was er in morphologisch-anatomischer Hinsicht von den Schuppen sagt (p. 525 und seine Tafel XXXVI, Fig. 1, 3 und 4): „Die Schuppen bestehen . . . aus zwei Schichten, einer hinteren (. . .), glashellen, dünnen, zumeist leicht gefalteten Membran und einer vorderen Platte . . . Auf der Vorderfläche stehen Längsreihen kleiner kegelförmiger Zäpfchen . . . Mit der hinteren Membran ist die vordere Schicht durch leistenförmige Chitinbrücken verbunden, die bei Normalschuppen regelmäßig zwischen den Kegelleistchen stehen . . . (p. 526). Eine stärkere Isolierung der Kegel findet sich . . . bei weißen Schuppen. Diese Struktur bedingt nicht nur weiße, sondern auch bläuliche Töne. Zwischen den Leistchen können Querverbindungen sein . . . . “ Der Stiel der Schuppen ist hohl. Der Hohlraum des Stieles steht in Verbindung mit dem Schuppenhohlraum. Sein Ende sitzt in einem Säckchen des Schuppenbalges (p. 529—530). Die Haftdornen auf den Hinterflügeln der Männchen sind modifizierte verwachsene Haare. Auf p. 533 bespricht er auch die chemisch-physikalischen Eigenschaften der Pigmente, so u. a.: gelb, rot, braun und schwarz seien Färbungen, die in erster Linie auf Pigmentierung der Schuppen beruhen. Entweder ist das Chitin selbst rötlich, gelbgraulich usw. gefärbt oder das Pigment ist in Körnern abgelagert. Die dünne Membran ist stets pigmentlos. Die optischen Farben können entstehen entweder durch besonderen Bau der Schuppen oder durch die Wirkung zweier übereinander liegender differenter Schuppen. Ebenso ist weiß oft eine Interferenzfarbe, deren optische Wirkung durch besondere Schichtungsverhältnisse

hervorgerufen wird. Sind die Schuppen mit Interferenzerscheinungen sehr glänzend, so fehlen ihnen gewöhnlich die Processus, sind sie dagegen matt, so sind große Processus eine häufige Erscheinung. Außer den Schuppen sind noch Haare und kleine Schuppen zu finden. Je primitiver eine Form, desto häufiger treten letztere auf (p. 534—535). In diesem SPULERschen Werke wird noch eine vergleichende morphologische Arbeit KETTELHOITS[1]) erwähnt, in welcher sich folgende Daten finden:

1. Bei allen Tagfaltern finden sich Schuppen, an deren Ende ein Sinus sitzt, deren seitliche Strahlen konvex verlaufen, wobei die oberen und unteren Schuppen gleich breit sind.

2. Bei allen Nachtfaltern fehlt ein Sinus an den Schuppen, dagegen ist der Grund als ganzer gestrahlt:

A) Ist das Ende der Schuppen scharf, die seitlichen Strahlen wenig konvex und die Schuppen an der Basis enger als an der Spitze, so gehören alle Nacht- und Dämmerungsfalter mit Ausnahme der Noctuidae an (z. B. u. a. den Arctiiden KS.).

B) Ist das Ende der Schuppen halbkreisförmig oder ganz rund, die Seitenstrahlen gerade und die oberen Schuppen in der Breite mit den unteren identisch, so haben wir Noctuidaeschuppen vor uns.

SPULER erkennt zwar diese Schlüsse an, kennt aber Ausnahmen. Weiter bespricht er eine Arbeit R. SCHNEIDERS[2]), der schon Genaueres mitteilt, und zwar:

1. „Die Schuppen sind am Leibe am stärksten entwickelt, mit dem bedeutendsten Processus, bei Rhopaloceren mit kleinstem, oft ganz fehlendem Sinus, sinken auf den Wurzelfeldern schon an Größe, auf den Mittelfeldern noch mehr und werden auf den Randfeldern am kleinsten, bei Rhopaloceren (und den wenigen Heteroceren) mit bedeutendstem Sinus, allgemein mit abnehmenden Processus.“

2. „Die freien Randschuppen sind immer sehr lang und dünn mit einigen sehr spitzen Processus und stets fehlenden Sinus und schließen sich entweder unmittelbar an die typischen Randfelderschuppen an oder werden durch einige Lagen schmäler werdender Übergangsschuppen aus diesen vermittelt“ (z. B. bei den Arctiiden KS.).

1) KETTELHOIT, „De squamis lepidoptarum“, Diss. Bonnae 1860.

2) R. SCHNEIDER, „Die Schuppen an den verschiedenen Flügeln und Körperteilen der Lepidopteren“, Zeitschr. f. gesamte Naturwiss., Bd. III. Diss. Inaug. Zool., Halle 1878.

3. „Die Cellula suprema (das Haftfeld) der Hinterflügel zeigt die eigentümlichen, assymetrischen Schuppen: bei Rhopaloceren schief genagelt, bei Heteroceren schief gerandet, die dann in symmetrische aber noch fortsatzlose Schuppen übergehen, welch letztere sich auf der Area basalis immer, auf der Area intima teilweise erhalten; diese gehen dann auf der Area media wieder in normale Schuppen über, die sich auf der Area limbalis völlig wie die der Vorderflügel stellen.“

4. „Die Schuppen der unteren Seite sind gegen die der oberen kräftiger entwickelt, sowohl was allgemeines Volumen als auch Größe der Processus betrifft.“

5. „Auf dem Haftfeld der Vorderflügel verhalten sich die Schuppen wie auf dem der Hinterflügel.“

6. „Die Cellula suprema der Vorderflügel zeigt meistenteils durch Größe und Processus ausgezeichnete Schuppen.“ Um diese Zitation nicht zu unterbrechen, will ich noch zwei weitere Schlüsse Schneiders mitteilen, obgleich sie erst später Berücksichtigung finden.

7. „Die Thoraxschuppen werden repräsentiert, bei Rhopaloceren, erstens durch die kleinen, stark schwarz pigmentierte, zweitens durch die sehr unregelmäßig gebildeten, mit besonders scharfspitzigen Processus versehenen Schuppen, mit oft fehlenden Sinus und von schwankender, meist verhältnismäßig unbedeutender Größe; bei den Heteroceren — sind die Thoraxschuppen ebenfalls durch sehr bedeutende Processus, zugleich aber durch die allgemeine Größe ausgezeichnet, worin sie die Schuppen aller übrigen Körperteile übertreffen. Die größten aller beobachteten Schuppen waren Thoraxschuppen von Heteroceren (Macroglossa).

8. „An den Füßen zeigen die Schuppen des Femur gegen die der Tibia eine kräftigere Ausbildung, welches Verhältnis bei den Rhopaloceren konstant, bei den Heteroceren allerdings nicht immer mit Sicherheit zu erkennen ist“ (p. 523—524).

Diese Ausführungen Schneiders werden in einer Arbeit M. v. Lindens (L. N. 60) ebenfalls, und zwar noch ausführlicher wiedergegeben, kommen aber für uns nicht mehr in Betracht und lasse ich sie deshalb fort. Wir wenden uns jetzt der speziell sich mit Schuppeneigenschaften befassenden Arbeit Dr. Harry Federleys zu (L. N. 16):

Federley zitiert zunächst eine Arbeit Tutts, in welcher gesagt wird, die Beschuppung der Flügel von Mel. aurinia variiert infolge des Futters, aber auch der Temperatur und der Feuchtig-

keit, desgleichen die Pigmentierung derselben. MERRIFIELD (L. N. 63) sagt auf p. 141 seiner Arbeit: Höhere Temperatur liefert dünnere Beschuppung, wobei (speziell bei Selenia illustraria) die Sommerpuppen noch immerhin dichtere Beschuppung als die Herbstpuppen haben. FEDERLEY (L. N. 16 p. 10) macht die Form der Schuppen auch von der Pigmentierung abhängig, wie ich schon weiter oben anführte. Das Weibchen hat variablere Schuppen als das Männchen. Stehen die Schuppen von der Membran ab, so sei das pathologisch. Die Wirkung der Temperaturen ist fast dieselbe wie auf dem gesamten Flügel. So haben mäßige Kälte und Wärme nach FEDERLEY den gleichen Einfluß, höhere Temperaturen reduzieren die Dichtigkeit und Größe der Schuppen. Mäßige Hitze scheint ein Breiterwerden des Korpus und eine Reduktion der Processus zu bedingen. Starke Hitze das Umgekehrte. Haarschuppen werden durch Kälte breiter. Schlechte Flieger haben weniger feste Schuppen, wie bereits KELLOGG, SCHNEIDER und FISCHER nachwiesen. FEDERLEY zitiert ferner außer den Arbeiten von MAYER und TUTT noch die von CHAPMAN, FRIEDMANN, POULTON und URECH, in denen über die Entstehung der Schuppen Wesentliches mitgeteilt ist, doch verzichte ich, in dieser Arbeit darauf einzugehen.

Weiße Schuppen sind (nach FEDERLEY) infolge des inneren Druckes und des Fehlens von inneren Chitinbrücken meist lang und schmal, pigmentierte, — weil in ihnen solche Brücken vorhanden sind — breit und kurz. Analog wie die weißen verhalten sich die Rippenschuppen (vgl. Vorhergesagtes). Durch Veränderung des inneren Druckes der Hämolymphe, wie sie bei Feuchtigkeits- und Trockenheitsexperimenten erzielt werden, werden auch Veränderungen der Schuppenformen hervorgerufen. Bei Steigerung des Stoffwechsels, etwa (nach BACHMETJEW) bei + 37 °C, verdickt sich das Schuppenchitin, während größere Hitze wiederum die Hämolymphe verdickt, welche ihrerseits dann nur schwer in die Schuppensäckchen eindringen. Durch Kälte wird der Druck erhöht, da die Feuchtigkeit bei solchen Versuchen eine große ist. Größere Kälte stört die Chitinbildung und bringt die Hämolymphe zum Erstarren. Daher wirken Kälte und Wärme zum Teil analog.

FEDERLEY bestreitet ferner den EIMERschen Grundsatz der postero-anterioren Entwicklung der Schuppen, wie es auch KRODEL tut. FISCHER und URECH aber geben EIMER zum Teil recht.

Wir wenden uns nun den Arbeiten PETER KOSMINSKYS zu (L. N. 47 und 48). Dieser kritisiert in manchen Punkten die

Arbeiten von FEDERLEY und versucht durch eigene Experimente seine Ansichten zu stützen. Diese will ich hier nun kurz durchsprechen, da sie einigen Wert für uns haben (L. N. 47).

Versuche mit Feuchtigkeit: Lym. dispar. Während bei den Weibchen die Zeichnung und die Deckschuppen (ausgenommen am Kostalrande) schwanden, werden bei Männchen die Processus reduziert. Bei Versuchen mit Kälte werden die Schuppen der Männchen und Weibchen (Van. io.) schmal und (Van. urticae) klein und die Processus reduziert (Lym. dispar.). Die Schuppen sind gering an Zahl und stehen winklig von der Membran ab; die Deckschuppen gehen dabei verloren (FEDERLEY). Auch die Haare werden kleiner. Alte Puppen, die einer kurzen Exposition ausgesetzt wurden, weisen eine Verschmälerung der Schuppen auf und zugleich ein Größerwerden derselben. Analoges fand FEDERLEY für junge Puppen, die lange exponiert wurden. Bei Malocosoma neustria L. trat eine Verschmälerung und Zuspitzung der Schuppen auf, wobei die Grundschuppen undicht zu werden begannen. Bei A. villica wurden, zumal bei den Männchen, die Schuppen schmäler und es bildeten sich statt drei bis vier, zwei bis drei Processus auf jeder Schuppe aus. KOSMINSKY schließt daraus: Das Schmäler- und Kleinerwerden der Schuppen ist proportional der Reduktion der Anzahl und Größe des Processus.

Versuche unter 0° C. Bei Van. antiopa werden die Schuppen undicht, aber oberseits größer mit rundem Processus. Während bei FEDERLEYS mäßigen Kälteversuchen verbreiterte Schuppen auftraten, bei seinen Frostversuchen aber verschmälerte, kann KOSMINSKY in beiden Fällen nur ein Kleinerwerden zugeben.

In seiner zweiten Arbeit (L. N. 48) sucht KOSMINSKY diese Befunde noch zu festigen und zu vervollständigen. Unter anderem erzielt er durch Wärme keine Veränderungen; sowohl die Zeichnung als auch die Schuppen blieben normal, während FEDERLEY die Reduktion der Zeichnung und eine schwache Entwicklung der Schuppen erreichte. Bei Mal. neustria wurden durch Kälte und Wärme die Haare breiter, die Grundschuppen kleiner und die Processus nehmen an Zahl zu. Auch konstatierte KOSMINSKY bei Kälteversuchen ein Aneinanderrücken der Querlinien (Zeichnungsbänder *KS*), während FEDERLEY dasselbe durch Wärme erhielt. Das Schwinden der Schuppen bei normal ausgebildeten Schuppenbälgen erklärt KOSMINSKY im Gegensatz zu FEDERLEY (der darin eine pathologische Erscheinung sieht), mit dem Aneinanderkleben derselben während des Schlüpfens und dem Ausreißen bei der

Entfaltung der Flügel. Beim Vergleich von Kälte- und Frostwirkungen kommt Kosminsky zu folgenden Resultaten: Bei +8° entwickeln sich auch während des Versuches die Schuppen noch weiter, während schon bei 0° eine Entwicklung nicht mehr zu konstatieren ist. Das Chitin wird sowohl durch Kälte wie Wärme verdickt, besonders bei Tieren, die die Haare und Schuppen verloren haben.

Zum Schluß möchte ich noch eine M. v. Lindensche Arbeit nicht unerwähnt lassen, in welcher die Ontogenie der Schuppen besprochen wird (L. N. 60). Mit Pap. podalirius arbeitend, kommt sie zu folgenden Schlüssen: Die Schuppen nehmen langsam in der Größe zu. Der größte Durchmesser befindet sich anfangs in der Mitte des Korpus, verschiebt sich aber bis zur Entwicklungsvollendung an den Vorderrand, d. h. die Schuppen werden schaufelförmig. Die Processus, anfangs spitz zulaufend, werden erst abgerundet und neigen zuletzt zum völligen Schwinden. Verschiedenfarbige Schuppen sind anfangs alle gleich weißgelblich. Weiter sagt sie (p. 593): . . . „So sehen wir, daß die Schuppen von ursprünglichen, einspitzigen, lanzettförmigen Gebilden abzuleiten sind. Zu der Zeit, wo der Flügel der Puppenhülle entnommen werden kann, verlieren die Schuppen schon den haarigen Bau", die Processus verschmelzen, die Schuppe wird ganzrandig. (p. 594) „An den Flügelstellen mit schlechter Ernährung werden auch die Schuppenzellen später zur Entwicklung gelangen, früher zu wachsen aufhören und einen weniger kräftigen Habitus tragen" — und umgekehrt. Die Schuppen, meint M. v. Linden, sind dem Schmetterling zur Assimilation von Kohlenstoff (C) und Stickstoff (N) dienlich, weil ihre Granulation reduzierende Eigenschaften hat (etwa wie bei Drüsenzellen). Mit wechselnder Oxydation wechselt auch die Granulation.

Hiermit will ich die Literaturbesprechung, soweit sie sich auf Schuppenfragen erstreckt, schließen, obgleich es noch mehrere Arbeiten, die ich oben dem Titel nach erwähnte, gibt. Diese aber bringen im Prinzip nichts Neues. Wir wollen deshalb uns obige Schlüsse nochmals vereint vor Augen führen in Form einer

c) Zusammenfassung.

Da das Wesentliche bereits gesagt worden ist, können wir uns kurz fassen: Wir sahen, daß sich die Hinterflügel von den Vorderflügeln dadurch unterscheiden, daß die Schuppen breiter sind, spitzere Processus haben und daß mehr haarähnliche Ge-

bilde auf dem Wurzelfelde stehen — alles Merkmale, die nach M. v. LINDEN, wie wir sahen, ontogenetisch jüngere sind, also auch höchstwahrscheinlich phylogenetisch. Infolgedessen können wir sagen:

1. Analog den Flügeln folgen die Schuppen der Vorder- und Hinterflügel einer antero-posterioren Entwicklung.

2. Am Thorax und auf den Vorderflügeln oberseits scheinen die Schuppen etwas ausgebildeter zu sein als unterseits, wenn man von den Beinschuppen im ersten Fall absieht. Es ist also, wenn auch wenig ausgesprochen, eine supero-inferiore Richtung der Schuppenentwicklung zu erkennen.

3. Am Abdomen und den Hinterflügeln folgen dagegen die Schuppen ganz entschieden einer infero-superioren Entwicklung.

4. Die Weibchen variieren, wie wir hörten, mehr als die Männchen. Ihre Schuppen sind größer, sind, wie es scheint, dichter granuliert und haben mehr Leistchen als die der Männchen. Ich glaube hierin auch wieder eine weibliche Präponderanz erkennen zu dürfen. In bezug auf Änderungen der Schuppenformen durch Temperaturexperimente können wir sagen:

5. Durch Frost und Hitze wird eine Hemmung ausgeübt, der innere Druck wird vermindert und die Schuppen werden kleiner, wobei allerdings individuelle Unterschiede nicht zu verkennen sind.

6. Durch Kälte werden die Schuppen kleiner und schmäler und die Differenzierung in Grund- und Deckschuppen schwindet. Wir sehen durchweg eine Rückkehr zu primitiveren Formen eintreten.

7. Wärme erzeugt große Schuppen infolge erhöhten Stoffwechsels und der damit verbundenen Erhöhung des Hämolymphendruckes. Wir sehen also eine Tendenz zum Fortschritt.

8. Aus allen diesem schließen wir:

Alle Schlüsse, die aus dem Verhalten einzelner Flügel- und Körpermerkmale sich folgern lassen, haben in analoger Weise Geltung für die Schuppen eben dieser Körper- und Flügelteile.

Verlassen wir nun die Schuppenvariabilität und besprechen die

B. Variabilität des chitinösen Kopulationsapparates.

a) Eigene Untersuchungen.

Zunächst sei in Kürze die Präparationsmethode erwähnt: Die letzten 4—5 Segmente des Abdomens wurden abgetrennt

und in eine nicht über 10 % starke kalte, wässerige Ätzkalilösung getan (stärkere oder heißere Lösung verursacht den Ausfall feinerer Haare nach Dr. R. Standfuss), worin sie, je nach dem Alter und der Größe des Materials, 3—10 Tage verblieben. Ließen sich alle Weichteile leicht von den Hartteilen lösen, so wurde das Präparat mehrfach ins Wasser ausgespült, die Chitinteile von den Weichteilen befreit und nochmals in ein gleiches aber frisches Ätzkalibad gelegt, wodurch sich ein Bleichen als unnötig erwies. Nach 2—3 Stunden wurde das Präparat wieder ausgespült und nach sorgfältiger Durchführung durch die Alkoholreihe, wobei alle Luftblasen vorsichtig entfernt wurden, in Kanadabalsam eingebettet, und zwar mit Hilfe eines Papperähmchens derart, daß das Deckglas sich gerade über dem Präparat befand, dieses leicht festhielt, aber nicht quetschte.

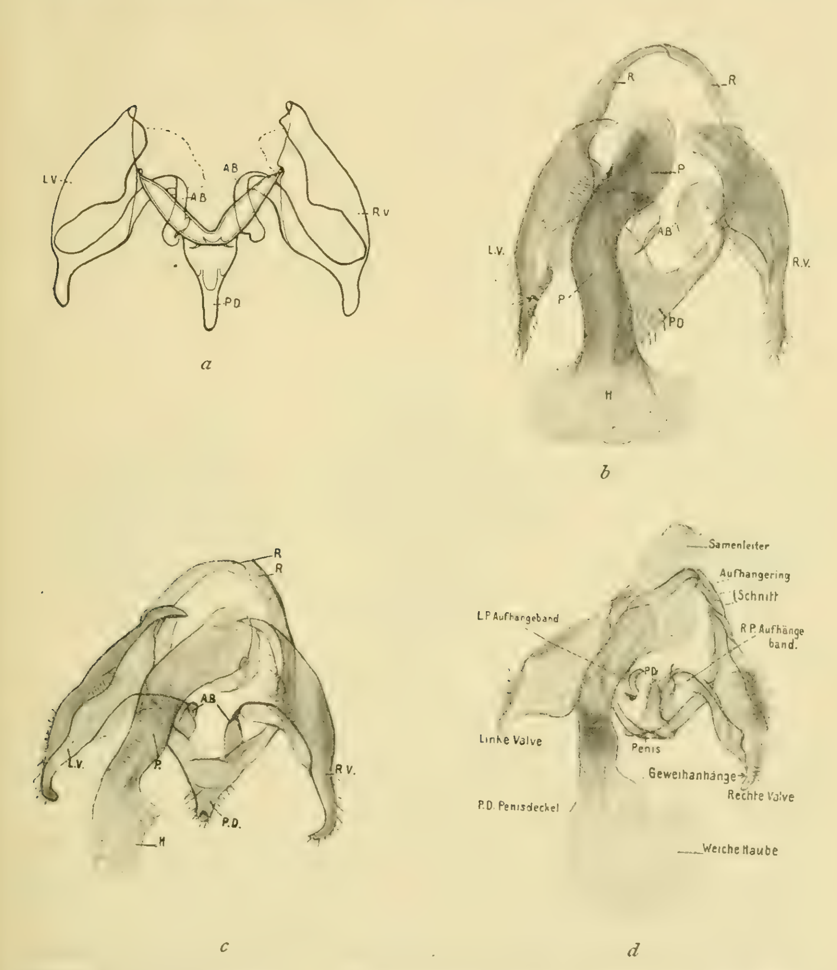
Zum Material dienten mir dieselben wenigen Tiere, die ich schon zur Schuppenuntersuchung benutzte. Leider konnte ich zu diesem Zwecke keine Var. wiskotti und auch keine Var. americana schaffen, welche gerade hier sehr dankbare wichtige Objekte gewesen wären. Das normale A. caja-Individuum ist in seinem Kopulationsapparat völlig konstant.

Textfig. 37 stellt die männlichen, Textfig. 38 die weiblichen Skeletteile dieses Organs dar. Wir sehen, daß das weibliche gewissermaßen ein Ausguß des männlichen ist. Letzteres ist recht kompliziert:

Der Penis, an dessen Spitze eine mit feinen Höckern und Dornen versehene „Haube“ sitzt, und der die direkte Fortsetzung des Vas deferens ist, wird durch zwei sogenannte Penisaufhängebänder in seiner Lage gehalten. Die Penisbänder sind Teile der beiden festen Chitinvalven, die durch einen Chitinring miteinander in Verbindung stehen. Die Penisbänder stehen mit Muskeln in Verbindung und dienen dazu, den Penis während der Copula vorzustoßen. Der Aufhängering erweitert sich unterhalb der Ansatzstelle der Valven an diesen und bildet den sog. Penisdeckel. Die Valven laufen in spitze Hörner aus. Diese Hörner, sowie die Spitze des Penisdeckels und ein besonderer, nach innen liegender Wulst auf jeder Valve tragen steife Borsten und Haare. Alle anderen Teile des Kopulationsapparates sind aus glatten, haarlosen Chitinmembranen gebildet.

Valven, Aufhängering, Penisaufhängebänder, Deckel und das Mittelstück des Penis sind starkwandig und braunrot gefärbt. Eine dünne farblose Membran verbindet alle diese Teile mit-

einander und fehlt nur da, wo der Penis durch sie hindurch muß. An dieser Stelle bildet sich ein etwas verstärktes trogartiges Gebilde, Schaltstück genannt, in welchem der Penis gleitet (in vorliegenden Abbildungen ist diese Membran weggelassen, kommt



Textfig. 37. Arctia caja L. *a* Valvenring und Penis fehlen. (Stfss.-Präparat.) Oc. 3, Obj. a*5, Vergr. 1 : 13. — *b* (Exemplar Nr. 1252). Oc. 3, Obj. a*5, Vergr. 1 : 13. — *c* (Melanistisches Exemplar Nr. 1251). Oc. 3, Obj. a*5, Vergr. 1 : 13. — *d* ♂. (Albinistisches Exempl. Nr. 1250). Oc. 3, Obj. a*10, Vergr. 1 : 13.

aber weiter unten in der Abbildung der Textfig. 62 zur Darstellung). Der Penis läuft nach beiden Seiten dünnwandig aus; nach innen zum Vas deferens, nach außen zu der mit Höckern versehenen Haube. Letztere ist fast glasklar und so zart, daß

sie bei der Präparation reißt. Sie hat einen feinen Ausflußporus und ist meist prall gefüllt.

So wie ich diesen Apparat schildere, ist er mit nur ganz geringen Ausnahmen bei allen von mir untersuchten Tieren, d. h. die Variationsbreite des männlichen chitinösen Kopulationsapparates ist annähernd = 0. Eine schematische Skizze sei daher mit beigefügt: Textfig. 37*a*.

Auf derselben Tafel sehen wir den vollen Apparat eines Normalmännchens (Fig. *b*), eines albinotischen (Fig. *d*) und eines melanistischen (Fig. *c*) dargestellt. Die Herkunft des albinistischen Tieres (es ist dasselbe, dessen Schuppen wir bereits näher besprachen) ist mir nicht näher bekannt. Höchstwahrscheinlich ist es eine Wärmeform. Das melanistische Exemplar ist dagegen



Textfig. 38. Arctia caja L. *a* ♀, normales Böttchertier. *b* ♀, Böttchertier. *c* ♀, Böttchertier. Kopulationsapparate. — Oc. 2*, Obj. a*10, Vergr. 1 : 12.

dasselbe Hitzetier aus Frankfurt a. M., welches uns auch bereits bekannt geworden ist.

Aus diesen Textfiguren ersehen wir die große Konstanz der Kopulationsapparate und das einzige variable an ihnen scheint nur die mehr oder minder starke Beborstung resp. Behaarung zu sein. Beim albinistischen Männchen sehen wir im Vergleich zum Normaltypus die Beborstung des Penisdeckels, der Valvenhörner und Valvenwülste etwas stärker und dichter ausgebildet. Ist dieses Tier ein Wärmetypus, so ist dieses Merkmal nicht verwunderlich, steigert sich doch durch die Wärme der Stoffwechsel und dient damit der kräftigeren Entwicklung sämtlicher Körperteile. Das Hitzetier dagegen hat eine recht spärliche Behaarung

an allen oben genannten Partien und wäre das mit der durch Hitze hervorgerufenen Stoffwechselstörung zu erklären.

Wenden wir für die einzelnen Präparate eine stärkere Vergrößerung an, so finden wir noch eine Variabilität, und zwar in der Ausbildung der Dornen und Höckerchen auf der Penishaube. Textfig. 39 *a* und *b* mögen zu folgenden Daten Erläuterung schaffen. Fig. *a* stellt ein Stück der Penishaube eines Normaltieres dar. Wir sehen hier große stumpfe, im Querschnitt halbkreisförmige Warzen oder Dornen sitzen. Fig. *b* stellt ein analoges Stück des melanistischen Tieres dar. Die Warzen sind meist kleiner, spitzkegelförmig und unregelmäßig gestellt. Von einer Wiedergabe der Warzen des albinistischen Tieres sah ich ab, weil sie denen des melanistischen in Form und Größe äußerst ähnlich sind und nur durch dichtere regelmäßigere Verteilung sich von diesen unterscheiden. Und noch eines wäre erwähnenswert: Vom albinistischen — über das normale — zum melanistischen Tiere steigt die Dichte der Pigmentierung des Chitins, besonders an den Valven.



Textfig. 39. Arctia caja L. *a* (Nr. 1252), Schweizer Normaltier. *b* (Nr. 1251) ♂, melan. Oc. 2*, Obj. C, Vergr. 1:125.

Aus allem diesen ersehen wir: Wärme und Hitze verkleinern die Penishaubenwarzen, Hitze aber verursacht eine Reduktion ihrer Zahl und eine Störung ihrer regelmäßigen Anordnung. Die Pigmentänderung, die wir durch Wärme- und Hitzeeingriffe an den Flügeln finden, sind wahrscheinlich von identischen Färbungsvariationen am männlichen chitinösen Begattungsorgan begleitet.

Der weibliche Kopulationsapparat ist dem männlichen in vielen Beziehungen ähnlich. Auch er hat, wie Textfig. 38 *a* uns zeigt, einen chitinösen Ring, der, umfaßt von einem anderen, stark mit Borsten besetzten, die Vaginalöffnung umgibt. Auch dieser Ring erweitert sich zu einem analogen Gebilde, wie es der männliche mit dem Penisdeckel tut. Lateral von diesem, dort, wo am männlichen Organ die Valven und die Penisaufhängebänder sich ansetzen, trägt das weibliche zwei flache, den Aufhängebändern analoge Anhängr, die an der Außenseite gerieft sind. Ihre Funktion konnte ich nicht bestimmen. Der ganze Ring wird durchspannt von einer dünnen Membran, die nur die Vaginalröhre mit dem äußeren Klammerapparat durchläßt. Dieser

besteht aus einer zweiteiligen, nach außen breiter werdenden Röhre, die an den Außenseiten stark mit Borsten und Haaren besetzt ist. Der ganze weibliche Begattungsapparat macht den Eindruck eines Ausgusses des männlichen, was ja auch dem Zweck entspräche. Auch ist es hier naheliegend anzunehmen, daß die Differentiation der Geschlechter sich erst auf einem ontogenetisch späteren Stadium ausbildet, denn die große Analogie der Organe fällt in die Augen.

NB. In all diesen Figuren bedeutet: P = Penis resp. äußere Vaginamündung. R^1 = Aufhängering. R^2 = Aufhängering des Weibchens, der z. T. R^1 umgreift. RV und LV = rechte und linke Valve, respektive die entsprechenden Anhänge am weiblichen Organ. PD = Penisdeckel oder das entsprechende Stück am weiblichen Ring. AB = Aufhängebänder des Penis. H = Valvenhörner oder denen ähnliche Gebilde.

Was nun die Variation des weiblichen chitinösen Kopulationsapparates anbetrifft, so kann ich darüber nichts aussagen. Von allen meinen Präparaten stammt keines von irgend einem auffälligen varianten Tier und es war mir nicht möglich, ein solches zu anatomischen Zwecken zu beschaffen. Innerhalb aber der von mir untersuchten Normaltiere habe ich keinerlei Variabilität entdecken können. Deshalb will ich nun verweisen auf die:

b) Befunde anderer Forscher.

Schon lange ist es eine bekannte Tatsache, daß die Kopulationsorgane eine sehr geringe Variabilität innerhalb einer Art aufweisen. In neuerer Zeit wurde aber diese Ansicht dahin berichtigt, daß nicht innerhalb der Art die Kopulationsorgane konstant seien, sondern bloß innerhalb einer geographisch zusammenhängenden Art. Diese Korrektur und deren Begründung verdanken wir C. Jordan (L. N. 45). In dessen Werke wird zunächst eine Ansicht Th. Eimers kritisiert, welche dieser in seinem Buche: „Orthogenesis“ (L. N. 8) anführt. Eimer gibt an, daß Papilio rhesus als eine aus Amerika eingewanderte Art angesehen werden muß. Daran anknüpfend sucht Jordan den Unterschied zwischen geographischer und nichtgeographischer Variation klarzulegen. Er sagt u. a. p. 161:

Jede Art und jedes Organ ist variabel. Das Adersystem der Schmetterlinge ist aber nur sehr geringen individuellen Schwankungen unterworfen, mit Ausnahme bei Chalcosiiden und Lithosiiden. Die Paarungsorgane beider Geschlechter sind auch

variabel, aber diese Variabilität ist eine eigenartige und überaus geringe. Ausnahmen gibt es auch hier z. B. bei Sphingiden (p. 165). Extreme Farbenvariation, sog. „Sports" haben zwar kaum Chance sich zu erhalten, d. h. Mutanten zu werden, wegen der Fülle normaler Tiere. Tun sie es aber doch, so ist das gewiß ein Kriterium ihrer individuellen Vererbungsstärke und Festigkeit (K S). Trotzdem fehlt ihnen jede Variabilität der Paarungsorgane (p. 167). Ob Pigment — Geäder — oder andere Variationen auftreten oder nicht, das Verhalten der Paarungsorgane bleibt davon unberührt. Und umgekehrt: Die größeren, wie die geringeren Abweichungen in den Paarungsorganen sind nicht von entsprechenden Schwankungen in der Zeichnung oder Form der Flügel begleitet (p. 173). Bei Saison-Dimorphen-Tieren allerdings ist (z. B. bei Pap. xythus) ein Unterschied gefunden, aber bisher nur bei diesen (p. 179). Variieren dagegen die Kopulationsorgane, so variiert meist auch die Form und Farbe des übrigen Tieres (p. 185).

Bisher spricht JORDAN nur von sog. „Nichtgeographischen Varianten", d. h. Tieren, die geographisch innerhalb ihrer Art nicht getrennt sind, und deren Art nicht allzusehr geographisch verbreitet ist und sich nicht in Lokalformen zersplittert. Die Varianten aber, bei denen alle obigen Daten eintreffen, nennt JORDAN: „Geographische Varianten". Von diesen sagt er p. 184: Geographische Farben und Formvarianten variieren auch bei gleicher Farbe und Form. Doch tritt eine solche Variation selten auf. Häufig ist aber auch hier der Fall, daß bei diesen Formen eine Variabilität in Farbe und Form die Variabilität der Paarungsorgane nicht nach sich zieht. Weibliche Kopulationsorgane sind meist konstanter als männliche (p. 201) — soweit JORDAN. Es gibt nun noch eine Reihe anderer Spezialarbeiten über die Kopulationsorgane; teils sind sie aber ganz speziell eine Art betreffend, ohne allgemeinere Gesichtspunkte, teils sind sie uns hier nicht interessierende. Solche sind z. B. die von: ESCHERICH, GAEDE [1]), HAASE, HEYMONS [2]), teils ganz andere Tierklassen besprechende, z. B. Prof. Dr. OTTO

---

1) K. ESCHERICH, „Geol. Bedeut. d. Genitalanhänge der Insekten", Wien. 1892; H. M. GAEDE, „Beitr. z. Anat. d. Insekten (Darmkanal und Genitalien)", Altona 1815.

2) E. HAASE, „Abdominalanhänge der Insekten", Leipzig 1889; R. HEYMONS, Zur Morphol. d. Abdominalanhänge bei den Insekten, Leipzig 1896.

Nüsslins Arbeit[1]). Soweit mir diese Arbeiten zugänglich waren, konnte ich für unsere Zwecke nichts Neues in ihnen entdecken, nur in einer Arbeit von Prof. Standfuss (L. N. 107) ist u. a. folgendes gesagt: p. 3 „Die Arten werden unterschieden: 1. ... auf Grund morphologischer Eigentümlichkeiten und 2. ... auf Grund biologischer Merkmale." p. 5 „Die große Schwierigkeit der geschlechtlichen Mischung nicht zur selben Art gehörender Individuen ..." beruht „... auf der Eigenartigkeit und Kompliziertheit ihres Genitalapparates, ist also ... morphologisch-mechanischer Natur. Er ist

1. selbst bei sehr nahestehenden Arten, recht greifbar verschieden,
2. sehr eigenartig und kompliziert bei aller Kleinheit und
3. ungemein konstant, selbst bei hoher Variabilität der zu einer Art gehörenden Individuen.

(p. 6) „Der Penis ist um so einfacher, je komplizierter die Greiforgane und umgekehrt."

Es ist also der Genitalapparat ein Artenmerkmal, ein physiologisches Merkmal, denn er erlaubt nur seinesgleichen eine erdgeschichtlich-bildungsfähige und entwicklungsfähige Brut zu zeugen. Es ist daher bisher unmöglich gewesen Hybridationskunstprodukte ferner verwandter Arten zu erzeugen.

Auf Grund dieser Befunde wurde schon früher und auch jetzt die Systematik der Schmetterlinge immer besser, d. h. natürlicher ausgebaut. Einige Gelehrte benutzen die Sexualorgane schon seit Jahren zum „Entdecken!" neuer Spezies und tun dieses in so ausgiebigem Maße, daß es bald mehr Arten als Abarten geben wird. Sie wollen jede noch so kleine Abweichung, auch individueller Art, berücksichtigt wissen, und wozu solch ein Unfug führen kann, wird derjenige, der diese Arbeit durchschaut, einsehen. Von der Nutz- und Sinnlosigkeit einer solchen systematischen Haarspalterei sei hiermit dringend gewarnt.

Und dennoch ist vielleicht gerade das Studium der Sexualorgane dazu berufen, die Systematik in vernünftige Bahnen zu leiten. Die enorme Vielgestaltigkeit derselben innerhalb verschiedener, wenn auch verwandter Arten, andererseits die große Konstanz derselben innerhalb einer Art, hat gewiß seine natürliche Bedeutung. Wie ich z. B. in Zürich von Herrn R. Standfuss

1) Prof. Dr. Otto Nüsslin, „Phylogenie und System der Borkenkäfer". Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie, Berlin 1911/12.

erfuhr und sah, bedeutet jede Anomalie des Kopulationsorganes, und sei sie auch gering, für den Träger den Untergang und somit auch den seiner Eigenart, d. h. er ist rein mechanisch verhindert, die Begattung zu vollziehen, sich fortzupflanzen und seine Eigenschaften zu vererben. Eine schiefe Stellung der Valven, z. B. eine zu geringe oder zu entwickelte Ausbildung der Borsten und Dornen, kurz jede kleine Abänderung kann leicht dazu führen, daß der Versuch zur Kopula mißlingt — es passen die männlichen und weiblichen Genitalien nicht mehr ineinander. Deshalb muß man äußerst vorsichtig sein bei Aufstellung von Verwandtschaftshypothesen und darf solche nicht eher zum Dogma erheben, ehe man die Kopulationsfähigkeit der Zwischenglieder studiert hat. Prof. Standfuss ist es gelungen, zwei gewiß weit verwandte Arten miteinander fruchtbar zu kopulieren. Zufällig paßten aber die Kopulationsorgane zueinander, und zwar kam es dabei sehr darauf an, welches Geschlecht jeder Art entnommen wurde. Manchmal kann das Weibchen einer Art vom Männchen einer anderen befruchtet werden, nicht aber ein Weibchen der zweiten von einem Männchen der ersten Art oder umgekehrt. Häufig geschieht es auch, daß die Nachkommen solcher Hybridation infolge Übernahme sowohl mütterlicher als väterlicher Merkmale in ihren Kopulationsorganen derart abgeändert wurden, daß eine Rückkreuzung oder eine Kreuzung untereinander mechanisch unmöglich war, obwohl der Befruchtung sonst nichts im Wege stehen konnte.

Aus all diesem ist ersichtlich, wie interessant es gewesen wäre, in den Bereich meiner Untersuchungen auch die geographischen Varianten der A. caja zu ziehen, wie z. B. Var. wiskotti und Var. americana. Vorwiegend aus pekuniären Gründen war mir aber dieses, für jetzt wenigstens, unmöglich. Betrachten wir nun alles hier Gesagte kurz in Form einer

c) Zusammenfassung.

1. Männliche und weibliche Kopulationsorgane sind entwicklungsgeschichtlich identische, aber schon seit langer Zeit spezialisierte und differenzierte Organe.
2. Männliche und weibliche Kopulationsorgane variieren fast gar nicht innerhalb einer nicht in geographischen Rassen gespaltenen Art, wie A. caja eine ist. Die einzige Variabilität liegt in der mehr oder weniger starken Entwicklung der Borsten und Dorne.

3. Diese Variabilität hindert nicht die normale Begattung und führt darum allein als solche normalerweise nicht zur Bildung neuer Subspezies.
4. Temperatureinflüsse machen sich nur fördernd oder hemmend — also indirekt wirkend bemerkbar.
5. Der Kopulationsapparat dient neben dem Geäder am besten zur strengen systematischen Sonderung der Arten, da er der mechanische Hinderungsgrund zur Verschmelzung divergenter Arten sein kann. Er ist somit ein Mittel zur Erhaltung der Art und damit zur Erhaltung deren Eigentümlichkeiten.

Nun aber wollen wir uns dem letzten Abschnitt unseres Kapitels zuwenden, und zwar auch nur in kurzen Zügen, dem Abschnitt:

C. Variabilität der Fühler, Beine und des chitinösen Thorakal-Skeletts.

a) Eigene Untersuchungen.

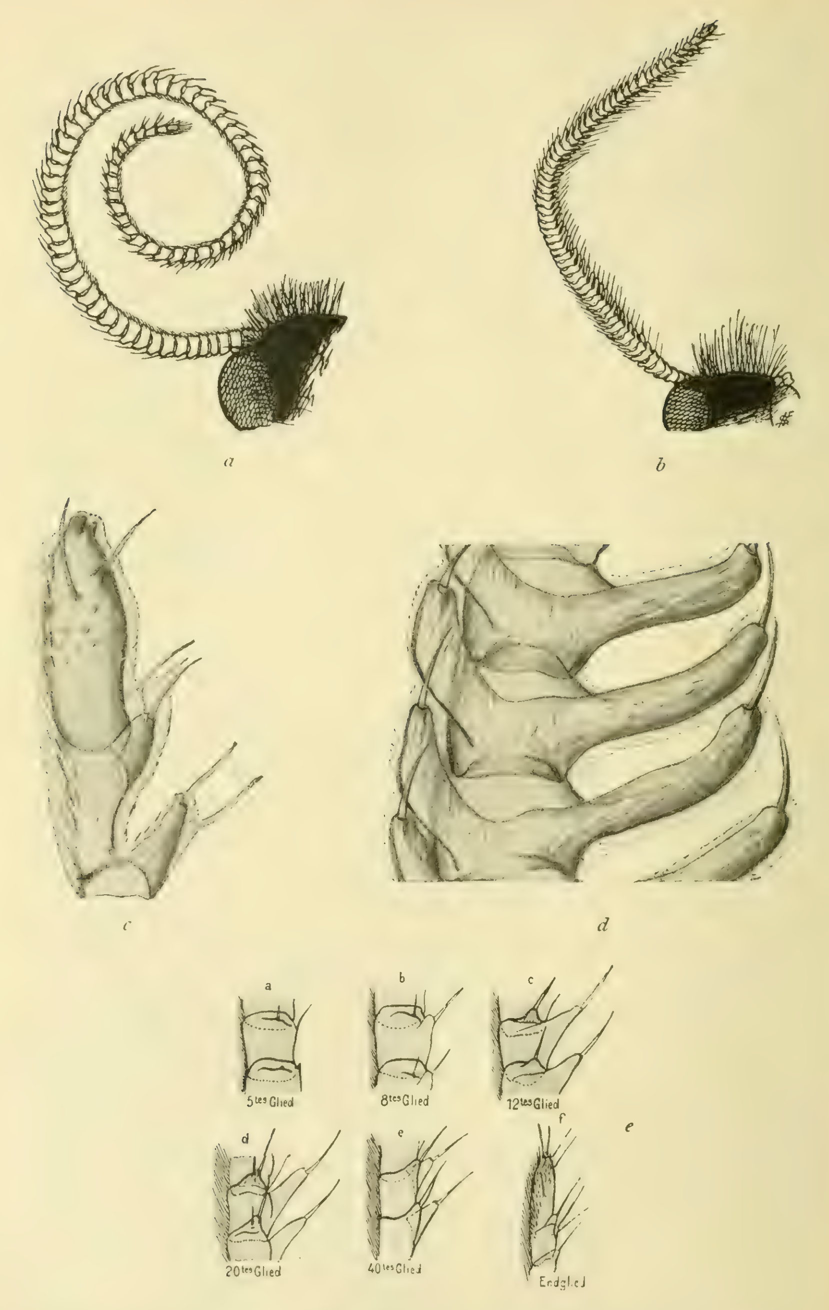
Derselbe Mangel an Material und Zeit, der meinen Untersuchungen der Kopulationsorgane anhaftete, macht sich hier, wenn nicht gar in noch viel weiterem Maße, bemerkbar. Dennoch darf ich dieses Thema nicht unberücksichtigt lassen, da ich die oberflächliche Kenntnis der Verhältnisse bei A. caja brauche, um später Vergleiche zwischen dieser Art mit anderen Arctiiden ziehen zu können. Wenden wir uns deshalb zunächst kurz den Fühlern der A. caja zu.

Die Form der Fühler ist, wie bekannt, bei Männchen und Weibchen der Arctiiden ganz verschieden. Bei beiden sitzen an jedem Fühlergliede zwei sog. Fiedern, eine kürzere, nach innen zugewendete und eine längere, nach außen gerichtete. Beim Männchen sind diese Fieder zwei bis dreimal länger als beim Weibchen. Beide Arten von Fiedern sind von hinten nach vorn gebogen, manchmal so, daß eine die nächstvorstehende andere berühren kann. Die Fühler sind nicht nur gelenkig an jedem Gliede, sondern auch gelenkig am Kopfe befestigt. Von diesem ersten Kopfgelenkglied an inklusive zählt die Zahl der männlichen Fühlerglieder im Durchschnitt 68 (die Schwankungsbreite ist 72 — 62 = 10), die der Weibchen 64 (die Schwankungsbreite ist 71 — 60 = 11). Ich kann nicht mit Sicherheit sagen, von welchen Bedingungen die Länge, d. h. die Gliederzahl abhängt.

Sowohl Hitze- wie Wärmetiere, die einzigen, welche mir zur Verfügung standen, weisen eine Reduktion der Gliederzahl auf: 65 bis 67 gegen die normalen 67—72 bei Männchen, und 60—63 gegen die normalen 63—71 bei Weibchen. Jedoch kommen auch ganz unbeeinflußte Tiere mit 62 und 60 Fühlergliedern bei Männchen und Weibchen vor. Die vorher erwähnten Fühlerfiedern beginnen nicht gleich an der Basis der Fühler: Unterscheiden wir, um sie näher zu präzisieren, erstens die Fieder I. Ordnung, d. h. die großen lateral nach außen gerichteten und die Fieder II. Ordnung, d. h. die lateral nach innen gerichteten. Die Fieder I. Ordnung des Männchens beginnen erst wohlentwickelt zu sein vom 6. bis zum 10. Gliede, die Fieder II. Ordnung erst viel später am 16. Gliede. Die Fieder I. Ordnung des Weibchens beginnen schon am 5. Gliede und die II. Ordnung am 15. Gliede.

An diesen genannten Fühlergliedern sind die Fieder gut und und normal ausgebildet. Sie beginnen sich aber viel früher schon aus kleinen Warzen, zwischen denen sich Einsenkungen bilden, zu differenzieren. Die ersten Andeutungen davon finden wir bereits vom 4. bis zum 5. Gliede (vgl. Textfig. 40 *e*, *a*). Am breitesten und mächtigsten sind die Fieder beider Ordnungen nach dem ersten basalen Drittel, und nehmen an Stärke zur Spitze hin ab. An dem äußersten, letzten Gliede sind sie nur noch kleine warzenähnliche Gebilde (vgl. Textfig. 40 *e*, *f*). An den weiblichen Fühlern ist dieser Unterschied weniger bemerkbar (vgl. Textfig. 40 *a* und *b*), da die Fieder überhaupt schwächer, dafür aber gleichmäßiger ausgebildet sind.

Am Ende der Fieder beider Ordnungen stehen bei A. caja mindestens eine Sensillae chaetica, sehr selten zwei an der Zahl. Bei Männchen, mehr zur Spitze des Fühlers zu, an der Basis der Fieder I. Ordnung stehen ein bis zwei Sensillae styloconica, die bei Weibchen an dieser Stelle fehlen, dagegen manchmal, aber selten, als stark verkümmerte Höckerchen an der Basis der Fieder II. Ordnung zu finden sind. Zwei bis drei Sensillae styloconica stehen fast regelmäßig an der äußersten Spitze des männlichen sowohl wie des weiblichen Fühlers. Sensillae coeloconica sind sowohl bei Männchen als auch bei Weibchen vorhanden, liegen aber nur an den letzten Distalgliedern der Fühler, und zwar nach innen zugekehrt, bei Männchen in weit größerer Menge als bei Weibchen. Sensillae basiconica habe ich weder bei Männchen noch bei Weibchen mit Sicherheit nachweisen können, dagegen ist die Anzahl und örtliche Verbreitung der Sensillae trichodea sehr groß. Im



Textfig. 40. Arctia caja L. (Nr. 1251). *a* ♀ (Böttcher), Fühler. Oc. 2*, Obj. a*7, Vergr. 1 : 10. — *b* ♂, linker Fühler. Oc. 2*, Obj. a*O, Vergr. $^1/_5$. — *c* ♂, äußerste Fühlerspitze. — *d* ♂, Antennen-Mittelstück. — *c* und *d* Oc. 2*, Obj. C, Vergr. 1 : 125.

ganzen ist der männliche Fühler weitaus reicher mit diesen Sinnesorganen besetzt als der weibliche. Auch stehen letztere, mit Ausnahme der S. coeloconica vorzugsweise die Innenseite der Fieder entlang, während sie bei Weibchen auch häufig auf dem Fühlerkörper zu finden sind.

Temperatureinflüsse machen sich dadurch bemerkbar, daß durch Hitze die S. coeloconica, kleiner und an Zahl geringer werden, die S. chaetica dicker und fester, aber seltener und die S. trichodea stark zunehmend, aber lange nicht mehr so lang als normal sind. Durch Wärme wird das Chitin überall viel mächtiger, so daß z. B. die Fieder II. Ordnung denen der I. Ordnung an Größe nahekommt, die S. trichodea sind mächtig lang und dicht, besonders an den letzten Fühlergliedern, außerdem stehen sie auch auf den Fiedern (Textfig. 40 *d*) selbst, deren Richtung eine weniger nach vorne geneigte geworden ist. Die S. coeloconica sind klein, aber in großer Zahl an der Spitze der Fühler verteilt (Textfig. 40 *c*). Kälte und Frostexperimentwirkungen waren mir, aus Materialmangel, zu untersuchen nicht möglich, und wollen wir aus solchen Versuchen gezogenen Resultate bei Besprechung der Befunde anderer Forscher kennen lernen.

Die Extremitäten der A. caja variieren bloß in ihrer Pigmentierung, die sich analog der des Thorax verhält und in der Ausbildung der Haarschuppen. Abnorme Verkümmerungen des Chitinskeletts will ich nicht unter die Variationen fassen. Bei Wärme werden die Beinschuppen länger und dichter, bei Hitze undichter und die Krallen der Füße stumpfen etwas ab. So große Abweichungen, wie sie Kosminsky fand, konnte ich nicht konstatieren, da mir Material fehlte, sowie auch Zeit, um eigene Untersuchungen anzustellen.

Ähnlich verhält es sich mit dem chitinösen Skelett des Thorax. Durch Wärme wird dieses dicker, durch Hitze zarter. Auch hier hat Kosminsky gute Resultate gefunden. Wir verlassen jetzt die eigenen Untersuchungen und wenden uns zu dem

b) Befunde anderer Forscher.

Eine rein morphologisch-anatomische Arbeit von Dr. O. Schenk (L. N. 84) beschäftigt sich ganz besonders mit den Sinnesorganen auf den Fühlern der Lepidopteren. Er fand fünf verschieden differenzierte Arten derselben und zwar (p. 578):

1. S. coeloconica — Grubenkegel.
2. S. basiconica — ebenständige Sinneskegel.

3. S. styloconica — Endzapfen oder Kolben.
4. S. chaetica — borstenartige Sinnesorgane.
5. S. trichodea — haarartige Sinnesorgane.

Die S. coeloconica fand er meist an der Spitze der Fühler und zwar nur distal; meist ist ihre gute Ausbildung mit dem Fehlen der Beschuppung des Fühlers verbunden. Der Ort des Standes der S. styloconica ist bei Männchen und Weibchen verschieden. In bezug auf die biologische Bedeutung dieser Sinnesorgane vermutet Schenk folgendes:

Die Sensillae coeloconica sind Geruchsorgane, welche für die Ferne dienen. Daher sind sie bei Männchen stärker ausgebildet als bei Weibchen, besonders bei denen, deren Weibchen selbst schwerfällig sind und daher von ihnen aufgesucht werden müssen. Die Sensillae styloconica sind dagegen Geruchsorgane für die Nahwirkung und sind deshalb auch in beiden Geschlechtern mit Ausnahme der Lage gleich gebaut. Die Sensillae trichodea sind Bewegungstasthaare, die bei den lebhafteren Männchen in Mehrzahl vorhanden sind und dichter stehen als bei den trägeren Weibchen. Endlich dienen die Sensillae basiconica und Sensillae chaetica zur Reizwahrnehmung mechanischer Art (p. 613). Ferner (p. 612): „Die Entwicklung der Antennen steht in inniger Beziehung zur Ausbildung gewisser Sinnesorgane“ und „für die Größe der Funktionsfähigkeit eines Fühlers ist nicht nur die Zahl, sondern auch die Verteilung der Sinnesorgane auf demselben maßgebend.“ Ferner zitiert Dr. Schenk zwei Arbeiten, die analoge Verhältnisse bei den Bienen konstatieren.

Hermann Müller[1]) fand auf den Fühlern der Bienen „borstentragende“ Sinnesorgane, besonders bei Weibchen und deutete sie als Tastorgane. Sie entsprechen etwa bei den Lepidopteren den Sensillae chaetica. Ferner unterschied Müller „größere, borstenlose, mit Schlingen bildenden Nerven versehene“ Gruben, besonders bei Männchen, die er für Riechorgane ansprach. Sie würden etwa bei Schmetterlingen den Sensillae coelonica gleichzustellen sein.

Schiemenz, der zweite von Schenk zitierte Autor, fand bei Bienen noch als drittes: „kleine, rundliche Gruben mit Papillen“, die dieser auch für Riechorgane hielt und ein häufigeres Vor-

---

1) H. Müller, „Anwendung der Darwinschen Lehre auf Bienen“, Lippstadt 1871.

kommen derselben bei Männchen konstatierte. Diese sind sicher biologisch und morphologisch den S. coeloconica kongruente Gebilde. Doch wenden wir uns nun den vorhin erwähnten Arbeiten P. KOSMINSKYS zu: Dieser untersuchte u. a. die Wirkung verschiedener Temperatureinflüsse auf die chitinösen Teile der Falter, als z. B. der Schuppen der Flügel, des Abdomens, der Beine, des Thorakalskeletts und der Fühler.

In der ersten hier zu erwähnenden Schrift (L. N. 47) werden speziell Vanessen und Lymantriiden verschiedenen Einflüssen der Feuchtigkeit, der Kälte und des Frostes ausgesetzt. Durch diese Versuche fand P. KOSMINSKY u. a. bei Lymantria dispar Weibchen, daß durch Kälte die Fühlerfieder länger wurden je mehr man an die Mitte des Fühlers kam, während bei Normalweibchen die längsten Fiedern mehr am Ende des Fühlers saßen. Außerdem wurden die S. trichodea kleiner, es trat also hier das entgegengesetzte Resultat ein wie bei meinen Wärmevariationen (vgl. p. 533) — eine Tatsache, die uns weiter nicht befremden kann. Die S. coeloconica richten sich noch mehr der Spitze der Fühler zu und veranlassen die nach den Seiten gerichtete Stellung. Bei meinen Wärme- und Hitzeformen ist es mir nicht möglich gewesen, eine wesentliche Richtungsänderung dieser Sensillae zu konstatieren. Ich kann mir auch nicht vorstellen, wieso Kälte auf diese Art wirken soll. KOSMINSKY sucht auch nicht nach einer Erklärung. Sollte eine partielle Chitindicken-Ab- oder Zunahme eine solche Verzerrung hervorrufen können? Diese Frage bliebe zu lösen anderen vorbehalten. Weiter konstatiert in diesen Versuchen P. KOSMINSKY eine große Variationsbreite der S. chaetica, was, wie wir sahen, auch für Wärme- und Hitzeformen gilt. Allerdings variieren auch diese am normalen Tiere. Weiter meint KOSMINSKY, daß sich durch Temperatur- resp. Feuchtigkeitsexperimente der Dimorphismus zwischen Männchen und Weibchen verringert und knüpft daran einige, die Fühler betreffende, phylogenetische Fragen.

Er meint u. a., daß die Weibchen phylogenetisch wohl breitere, besser entwickelte Fühler gehabt haben. Nachträglich erst seien sie schmäler geworden, mit ihnen auch ihre Hülsen des Puppengehäuses, letztere aber nicht in dem Maße wie erstere; es ist deshalb die Puppenhülse weiter, als die Fühler des Raumes bedürfen. Die Männchen dagegen, glaubt KOSMINSKY, hätten früher schmälere Fühler gehabt und deshalb standen sich in dieser Beziehung Männchen und Weibchen näher als heute. STANDFUSS kam (vgl.

sein Handbuch L. N. 106) bei Untersuchungen an Saturnia spini auf einen ähnlichen Gedanken.

In einem auf dieses folgenden Werke (L. N. 48) gibt Kosminsky den normalen Zustand der L. dispar-Fühler an, den wir hier wiedergeben, um obige Ausführungen über die Variation derselben recht würdigen zu können: L. dispar-Weibchen hat u. a. schmale, schwache Fieder und die S. trichodea sind rudimentär. Bei Männchen jedoch sind die Fiedern lang und breit und die S. trichodea gut entwickelt. Durch eine Exposition von Stilpnotia salicis in $+1^0$—0^0 C, die 29 Tage währte, erzielte Kosminsky u. a. ein Dicker-, aber nicht Kleinerwerden der Fühler. An dieser Lepidopterenart studierte er auch die Veränderungen anderer chitinöser Skeletteile. Durch die eben angeführte Exposition verdickte sich bei dieser Art das Chitin. Dadurch wurde der Kopf breiter und der Vertex trat weniger hervor. Die Augen richteten sich mehr nach vorn. Der Thoraxquerschnitt war nicht mehr ein Dreieck mit abgerundeten Ecken, sondern ein Viereck. Auf dem Prosternum stellte sich die Querlamelle senkrecht zur Längslamalle, während beim Normaltiere die erstere stark nach vorn geneigt steht. Das Pronotum wird eng. Patagium und Tegula werden kürzer und massiver, ebenso die Beine und Valven[1]). Dornen und Krallen — alles nimmt an Dicke zu. An den Beinen tritt diese Erscheinung am stärksten zutage: am merklichsten an den Vorderbeinen, am wenigsten an den Hinterbeinen. Kurz — eine Änderung des Chitins in seiner Stärke ändert den äußeren Bau der verschiedensten Körperabschnitte. Diese Änderung wird durch Temperaturen hervorgerufen. Es wirken also Temperaturen direkt formumgestaltend. Auf zwei kleinen Tafeln stellt Kosminsky die extremsten Veränderungen einzelner Körperteile dar. Diese Veränderungen machen durchaus den Eindruck von Verkümmerungen oder gar Verkrüppelungen. An meinem geringen Material war es mir unmöglich, mehr als verschwindende Andeutungen einer solchen Veränderung festzustellen. Leider habe ich auch nicht die Zeit gehabt, selbst noch Versuche anzustellen und ebenfalls nicht, mir noch weitere Literatur über diese Fragen zu suchen. Für unseren ferneren Zweck genügt aber obiges Tatsachenmaterial, welches wir nun noch kurz zusammenfassen wollen:

---

1) Nach W. Petersen sind bei A. caja die Mundteile auch am Normaltier verkümmert (L. N. 71, p. 79).

c) Zusammenfassung.

1. Die Anzahl der an den Fühlern sitzenden Fieder ist bei Männchen und Weibchen variabel. Zieht man den ungefähren Durchschnitt ihrer Zahl, so erhält man für die Männchen — 68, für die Weibchen — 64. Die Männchen sind also, berücksichtigt man, daß gerade an den Fiedern die Sinnesorgane sitzen, besser ausgerüstet als die Weibchen, was bei der Lebensweise der Falter auch verständlich ist. Erhöhte Temperaturen reduzieren die Zahl der Glieder, Kälte verdickt und verfestigt sie.

2. Die Verteilung und die Zahl der verschiedenen Sensillae ist ebenfalls verschieden bei Männchen und Weibchen. Da, um mit SCHENK zu reden, „für die Größe der Funktionsfähigkeit eines Fühlers . . . nicht nur die Zahl, sondern auch die Verteilung der Sinnesorgane auf denselben maßgebend“ ist, — können wir sagen: A. caja ist eine recht hochstehende, fein differenzierte Art, deren Männchen in dieser Hinsicht die Weibchen übertreffen, doch hängt diese Präponderanz von der Lebensweise der Geschlechter ab.

3. Durch Hitze (und wohl auch Frost) wird zum größten Teil eine Hemmung der Entwicklung, d. h. eine weniger gute Ausbildung der Sinnesorgane hervorgerufen. Durch Kälte wird eine derbere, massigere Form erzielt — vielleicht eine primitive. Wärme dagegen fördert die gute Ausbildung der Sinnesorgane weniger an Größe (wie es die Kälte tut) als an Zahl.

4. Durch Kälte wie Wärme wird das Chitin an allen Körperstellen dicker, durch Kälte wird zugleich eine derbere Form der betreffenden Teile hervorgerufen. Durch Frost und Hitze dagegen leidet das Chitin in seiner Ausbildung.

Hiermit verlassen wir dieses Kapitel — den beschreibenden Teil der A. caja Variabilität — und wenden uns zu dem:

Kapitel III.

Korrelationen innerhalb der A. caja.

Korrelationen innerhalb einer Tierart zu suchen, ist fast durchweg ein unfruchtbares Unternehmen, innerhalb einer Variante nicht minder. Dennoch können wir einige Korrelationen bei A. caja konstatieren, die bereits im Verlaufe der Arbeit genannt worden sind.

So besteht, wie wir bereits wissen und wie es uns aus Vertretern der verschiedensten Klassen der Tierwelt bekannt ist, eine Abhängigkeit der Größe eines Tieres von seinem Geschlecht.

In Kap. II Abschn. 1 finden wir unter a) diese Tatsache so genau beschrieben und besprochen, daß ich hier auf Näheres nicht mehr einzugehen brauche. Der Grund dafür, daß die Männchen im Durchschnitt kleiner als die Weibchen sind, wird wohl auf rein mechanischem Gebiete zu suchen sein: Das Weibchen, welches für die Fortpflanzung der Art besonders zu sorgen hat, indem es den enormen Eierschatz in sich beherrbergt, hat ein dementsprechend massigeres Abdomen. Dieses will, soll das Weibchen sich überhaupt durch Fliegen fortbewegen können, durch dementsprechend größere Flügel getragen werden. Größere Flügel aber hindern in diesem Falle wenigstens den gewandten Flug. Das Weibchen, welches während der Fortpflanzungszeit sich mehr passiv verhält, ist deshalb auch nicht so sehr darauf angewiesen, ein guter Flieger zu sein, sondern benutzt seine Flügel nur, um sich vor Feinden retten zu können und den Ort der Nahrungsaufnahme und Eiablage aufsuchen zu können. Das Männchen dagegen ist durch leichteren Bau und kleinere Flügel zu einem dauernden gewandteren Fluge mehr geeignet, was ihm beim Aufsuchen des Weibchens zu Nutzen kommt.

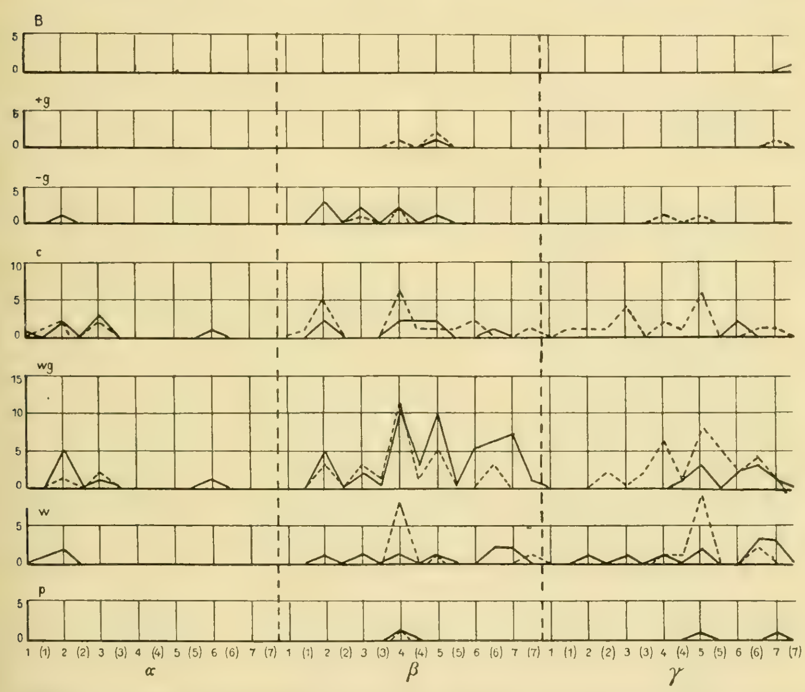
Eine Korrelation zwischen diesen Tatsachen und den Sexualdrüsen vermag ich nicht zu finden, etwa in dem Sinne wie Prof. PLATE in seinem Werke (L. N. 77, p. 226) es für die Säugetiere meint. Ich glaube, eine sexuelle korrelative Abhängigkeit ist schon aus dem Grunde nicht wahrscheinlich, weil, wie Prof. MEISENHEIMER in seinem Werk[1]) nachweist, durch Konstrationsversuche Aenderungen dieser Art nicht auftreten.

Zweitens sahen wir bereits, daß eine fast durchgehende Korrelation besteht: einerseits zwischen der Färbung der Vorderflügel und der des Thorax, andererseits zwischen der Färbung der Hinterflügel und der des Abdomens. Der Grund hierfür ist physiologisch kaum zu finden. Biologisch aber ist es verständlich und wahrscheinlich, daß dieses Resultat durch Selektion erreicht worden ist. Wie ich bereits früher erwähnte, strebt A. caja auf

1) J. MEISENHEIMER, „Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung". I. Beitrag: Über den Zusammenhang primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale bei Schmetterlingen und den übrigen Gliedertieren, Jena 1909.

den Vorderflügeln zur Auslöschung der Kontraste. Eine verschiedene Färbung des Thorax von der der Flügel würde aber dieses Ziel illusorisch machen. Umgekehrt streben die Hinterflügel zur Hebung der Kontraste und bilden sich dadurch zu schreckerzeugenden Organen aus. Die gleiche Bedeutung kommt wohl auch den Abdomen zu, denn auch hier werden Kontraste erhalten resp. gefördert.

Drittens besteht, wie ich glaube und wie ich bereits zu Anfang dieser Arbeit anführte, eine Korrelation des Geäders mit der Zeichnung und Flügelform, insofern eine Veränderung des ersteren

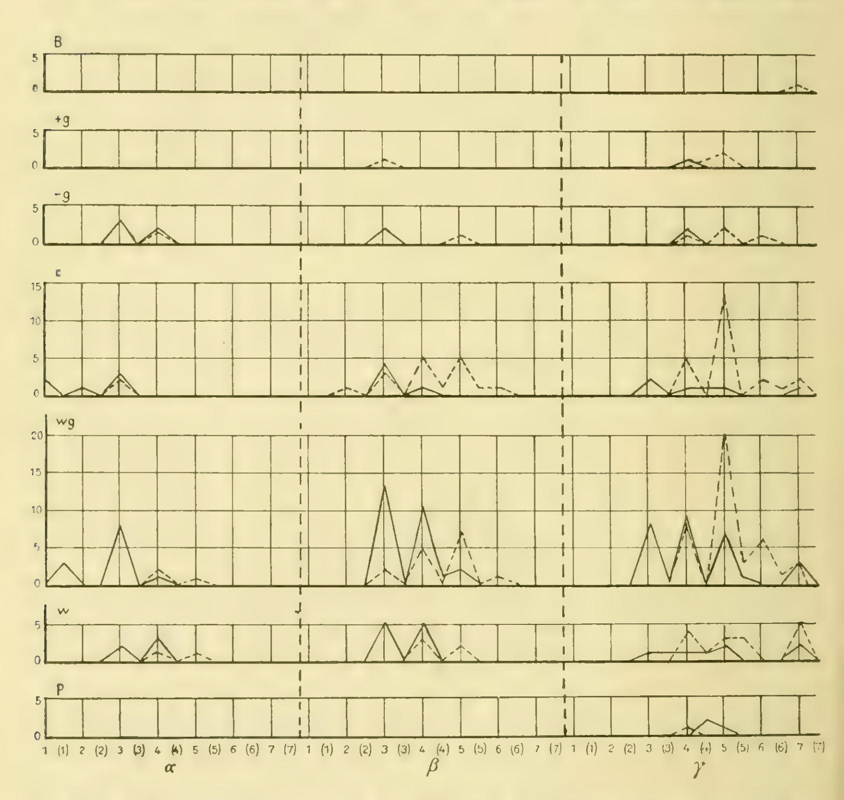


Textfig. 41. Vorderflügeltabelle der II. und III. Zeichnungssonderung mit eingetragener Anzahlkurve der Vorderflügel-Grundfarbenformel.

stets eine solche der letzteren nach sich zieht und, daß die Zeichnung in ihrer Anlage direkt vom Geäder abhängt.

Wie steht es nun mit einer Korrelation der Vorder- und Hinterflügelzeichnung? Um diese Frage zu beantworten, ziehen wir die Tafel XX und XXI zu Rate. Wir sehen in diesen Figuren die Hinterflügelzeichnungsformeln in Vorderflügelzeichnungstabellen eingetragen und umgekehrt Vorderflügelzeichnungsformeln in Hinterflügelzeichnungstabellen.

Nehmen wir z. B. in Tafel XX ein Feld zu näherer Untersuchung vor, welches eine häufig vorkommende VZF. darstellt, z. B. IV β 4, so sehen wir nicht weniger als 12 verschiedene Hinterflügelformeln eingetragen. Ein ähnliches Resultat ergibt sich uns bei Betrachtung irgendeines anderen Feldes dieser Figur. Und umgekehrt: fassen wir ein Feld der Tafel XXI ins Auge, z. B. VI′ γ 5, so ist hier diese Tatsache noch augenfälliger. Wir haben zu dieser HZF nicht weniger als 27 dazugehörige

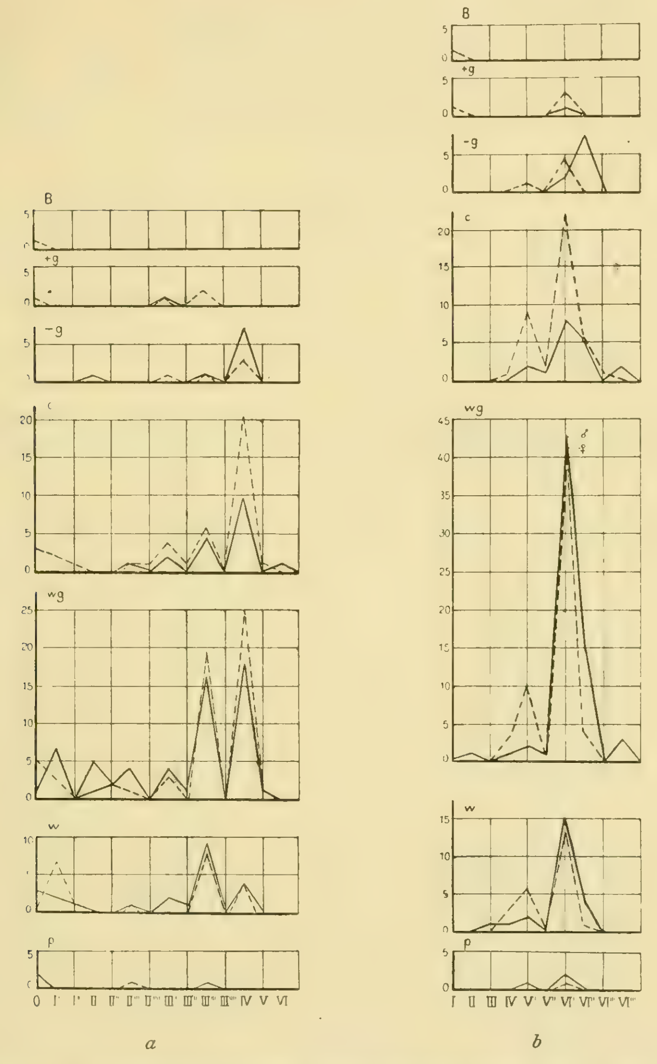


Textfig. 42. Hinterflügeltabelle der II. und III. Zeichnungssonderung mit eingetragener Anzahlkurve der Grundfarbenformel der Vorderflügel an jedem Ort. — = Männchen, ---- = Weibchen der Pilzschen A. caja L.

Vorderflügelformeln aus allen Graden der Variabilität, von O γ (6) bis IV γ 5 schwankend. Ebenso verhalten sich alle anderen Befunde aus der Tafel XXI.

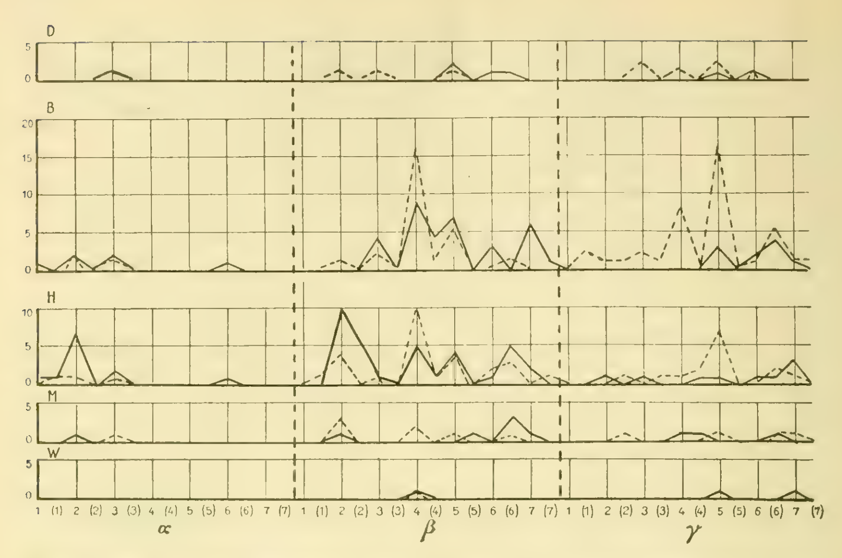
Wir können also sagen: Zwischen der Zeichnung der Vorderflügel von A. caja und den Hinterflügeln dieser Art besteht keinerlei Korrelation. Eine ganz schwache Abhängigkeit des einen vom

anderen ist aber doch nicht zu leugnen: Wir sehen auf Tafel XX z. B. in irgendeinem Felde mehr Formeln derselben oder verwandter Art, als fremder Art, d. h. z. B. im Teil a der Vorderflügel-



Textfig. 43. *a* Vorderflügeltabelle, *b* Hinterflügeltabelle der I. Zeichnungssonderung mit eingetragenen Anzahlkurven der Vorderflügel-Grundfarbenformeln für jeden Ort. —— = Männchen, ···· = Weibchen der Pilzschen A. caja L.

tabelle kommen mehr Formeln der Hinterflügel mit eben diesem α vor, als in den Teilen β und γ; im Teil γ mehr solche mit γ.

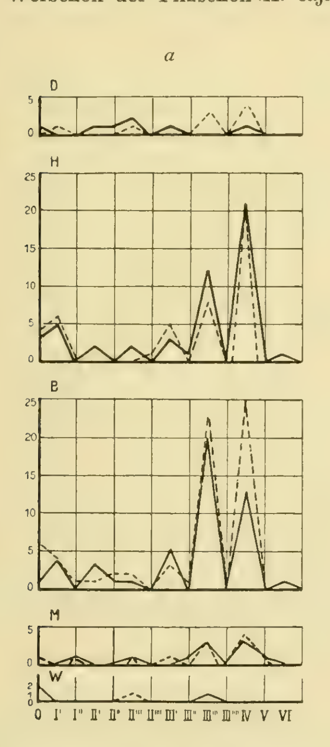


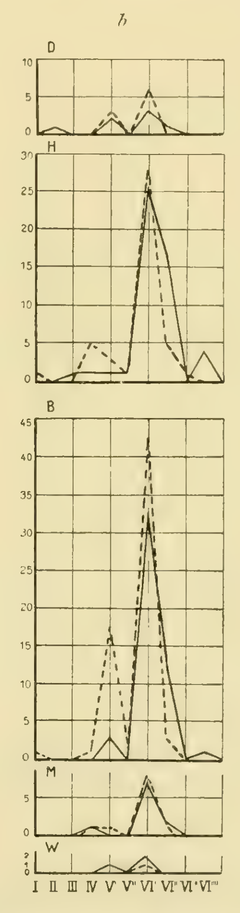
Textfig. 44. Vorderflügeltabelle der II. und III. Zeichnungssonderung mit eingetragenen Anzahlkurven der einzelnen Vorderflügelzeichnungs-Farbenformel für jeden Ort.

Textfig. 45. Hinterflügeltabelle der II. und III. Zeichnungssonderung mit eingetragenen Anzahlkurven der einzelnen Formeln für die Zeichnungsfarbe der Vorderflügel an jedem Ort. —— = Männchen, ···· = Weibchen der Pilzschen A. caja L.

in der Rubrik I mehr solche mit I und II als in höheren, weniger verwandten Rubriken usw. Das gleiche Verhalten ist auf Tafel XXI zu konstatieren. Also: Ist z. B. der Vorderflügel schwach gezeichnet, so ist es oft auch der Hinterflügel, ist ersterer dicht gezeichnet, so ist das häufig auch bei letzterem der Fall — und umgekehrt. Seltener ist ein entgegengesetztes Variieren, aber dennoch häufig genug, um eine Aufstellung eines Gesetzes nicht zu erlauben.

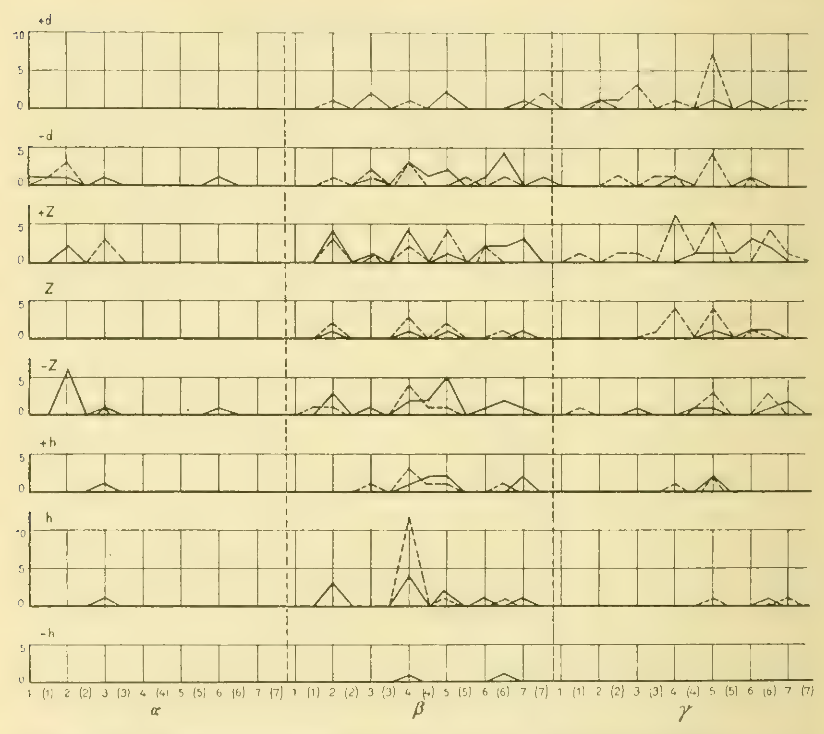
Textfig. 46. *a* Vorderflügel-, *b* Hinterflügeltabelle der I. Zeichnungssonderung mit eingetragenen Anzahlkurven der einzelnen Formeln für die Zeichnungsfarbe der Vorderflügel an jedem Ort. — = Männchen, ···· = Weibchen der Pilzschen A. caja L.





Desgleichen war es mir unmöglich, irgendeine Korrelationserscheinung zwischen Flügel-Ober- und Unterseite zu konstatieren in bezug auf Zeichnung und Färbung. Auch die Farbenverhältnisse beider Flügel wiesen keine Korrelationserscheinungen auf. Also: Der Abnahme irgendeines Zeichnungsteiles oder einer Farbe an einem Ort der Flügel entspricht keine gesetzmäßige

Zunahme dieser Merkmale an einem anderen Orte der Flügel. Nicht als Korrelation kann ich die Tatsache ansehen, daß beim Breiterwerden der Zeichnungsbänder, die Grundfarbenbänder sich verschmälern, dieses beruht ja nur auf rein mechanischen Raumverhältnissen. Wir sehen allerdings manche Farben mit Vorliebe bei gewisser bestimmter Zeichnung auftreten, aber auch diese Erscheinung hat viele Ausnahmen. Statt besonderer Erläuterung

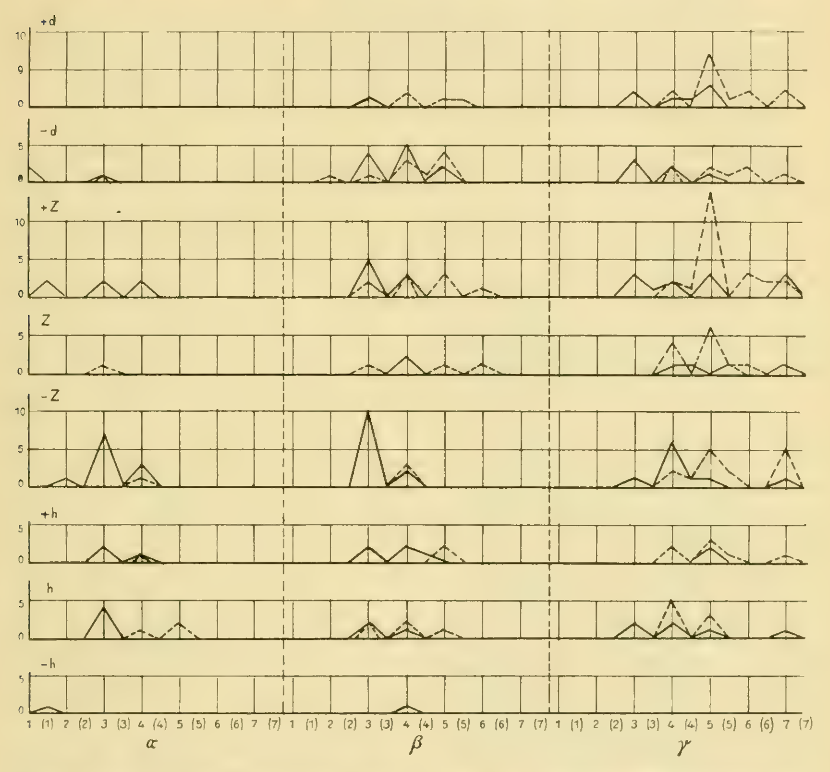


Textfig. 47. Vorderflügeltabelle der II. und III. Zeichnungssonderung mit eingetragener Anzahlkurve der Hinterflügel-Grundfarbenformel für jeden Ort.

lege ich die Textfig. 41—58 bei, auf denen im Koordinatensystem sämtliche Farben in Stückzahl ihrer Träger eingetragen sind an Orten der Flügelformeln dieser Träger. Danach können wir sagen: Es besteht eine, aber sehr geringfügige Korrelation zwischen einzelnen Farben und einzelnen Zeichnungstypen der Flügel.

Ähnlich verhält es sich zwischen der Abdomen- und Flügelzeichnung. Wir können auf Grund von Tafel XXII und XXIII sagen: Den heller gezeichneten Flügeln entspricht meist ein heller ge-

zeichnetes Abdomen; aber diese Tatsache ist weit von einer Gesetzmäßigkeit entfernt. Allerdings entspricht eine Abdominalzeichnungsformel mit Vorliebe einer bestimmten Flügelzeichnungsform: Man beachte in Tafel XXII bei IV β 4 das häufige Vorkommen von 4 und 5 oder in Tafel XXIII bei IV′ γ 5 die Häufigkeit der Formel 5. NB. In diesen Tafeln läßt sich besonders

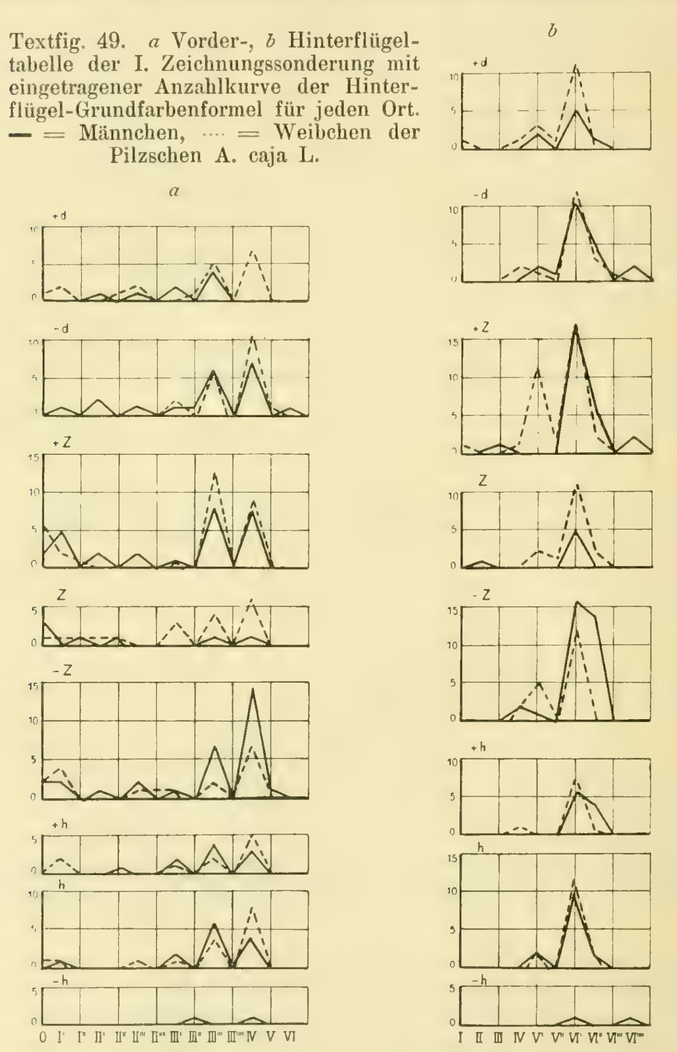


Textfig. 48. Hinterflügeltabelle der II. und III. Zeichnungssonderung mit eingetragener Anzahlkurve der Hinterflügel-Grundfarbenformel für jeden Ort der Hinterflügel-Zeichnungstabelle. — = Männchen, ···· = Weibchen der Pilzschen A. caja L.

klar die Regel erkennen: Das Weibchen von A. caja ist meist dunkler als das Männchen, das Männchen meist heller als das Weibchen. Auch läßt diese Figur uns am leichtesten die enorme Variationsbreite dieser Art erkennen und zugleich die vollkommene Richtungslosigkeit der Variabilität.

Da mir Herkunft, Entstehungsweise, kurz die ganze Biologie des in den Tafeln XX und XXI verarbeiteten Materials nicht bekannt war, fürchtete ich auf Grund dieser Unkenntnis, fälschlich

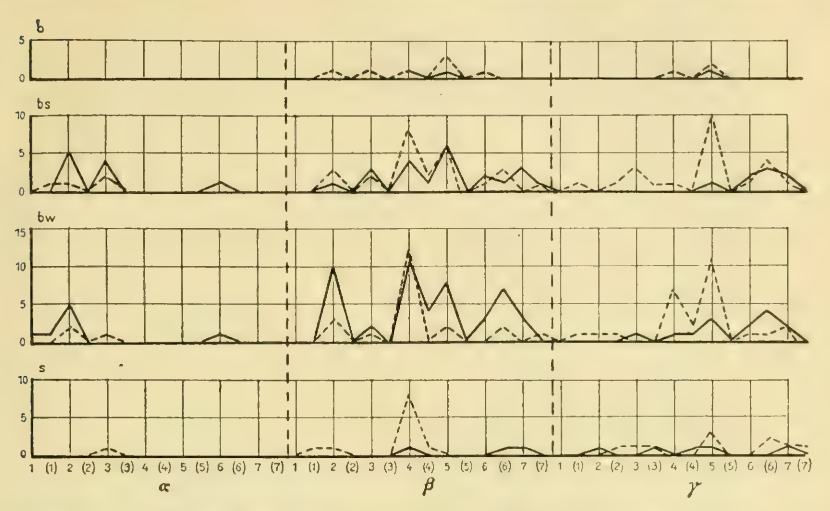
auf diese negativen Resultate in bezug auf eventuell vorkommende Korrelationen gekommen zu sein. Ich stellte deshalb zwei weitere Tabellen zusammen (die ich allerdings nicht veröffentlichen will) dieses Mal nur STANDFUSSsches Material verwendend. Das Resultat war dasselbe. Nun suchte ich, ob nicht eine Korrelation zwischen



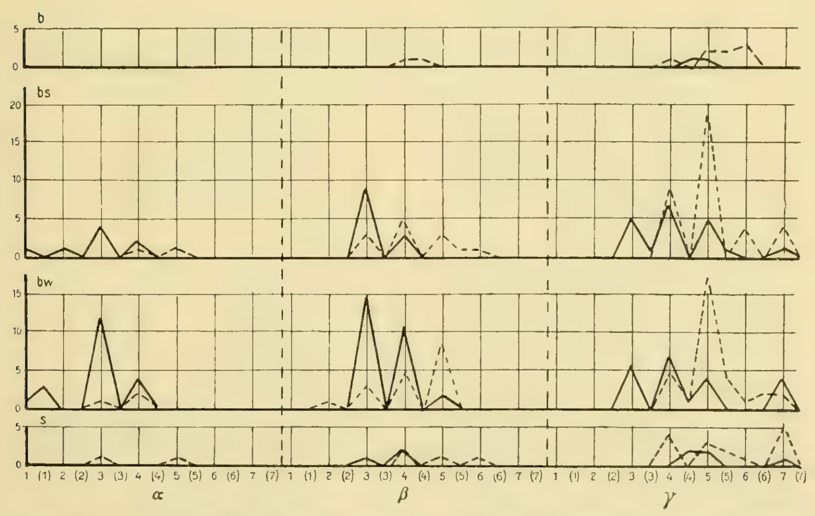
Textfig. 49. *a* Vorder-, *b* Hinterflügeltabelle der I. Zeichnungssonderung mit eingetragener Anzahlkurve der Hinterflügel-Grundfarbenformel für jeden Ort. —— = Männchen, ---- = Weibchen der Pilzschen A. caja L.

der Zeichnung des Thorax und der Flügel vorläge. Textfig. 56, 57, 58 zeigen, wie wenig oder fast gar nicht dieses zutrifft. Ebensowenig konnte ich irgendeine Beziehung zwischen Variabilität der Fühler, des Kopulationsapparates, der Beine und den Flügeln — oder zweier dieser Teile untereinander — feststellen.

Das einheitliche oder divergierende gesetzliche Verhalten zweier Körperteile unter Einfluß besonderer Temperaturen oder ähnlicher

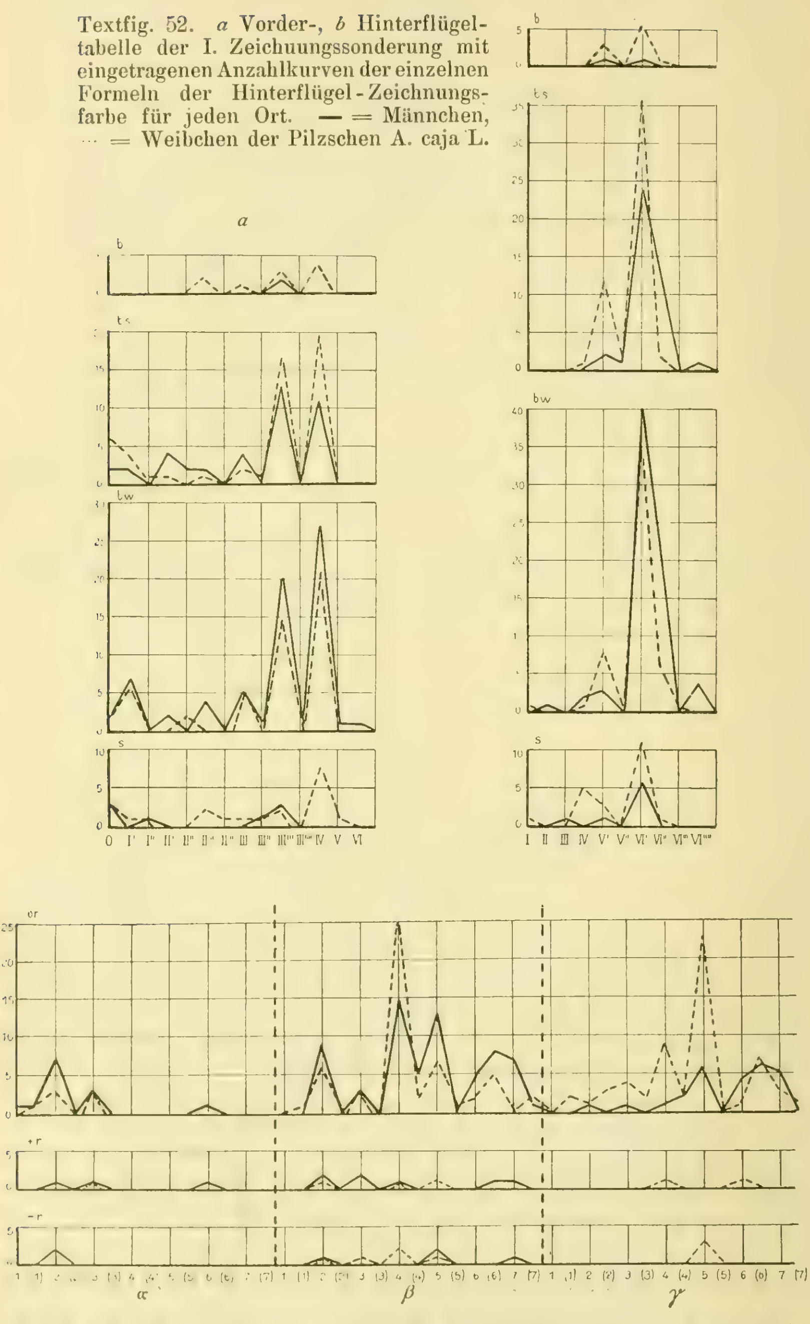


Textfig. 50. Vorderflügeltabelle der II. und III. Zeichnungssonderung mit eingetragener Anzahlkurve der einzelnen Formeln der Hinterflügel-Zeichnungsfarbe, für jeden Ort.



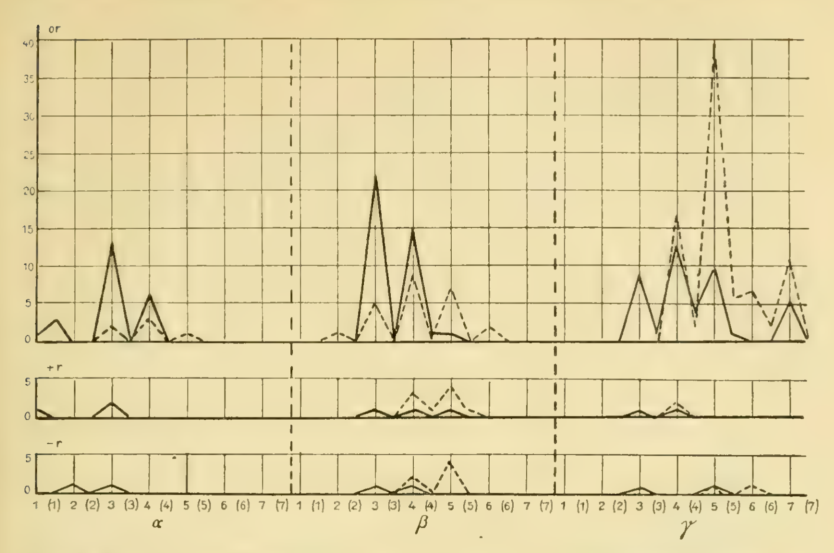
Textfig. 51. Hinterflügeltabelle der II. u. III. Zeichnungssonderung mit eingetragenen Anzahlkurven der einzelnen Formeln der Hinterflügel-Zeichnungsfarbe für jeden Ort. ▬ = Männchen, ···· = Weibchen der Pilzschen A. caja L.

Reize habe ich bereits besprochen und da dabei oft direkte Wirkungen des Reizes in Frage kommen, will ich sie nicht unter den Begriff von Korrelationserscheinungen fassen.



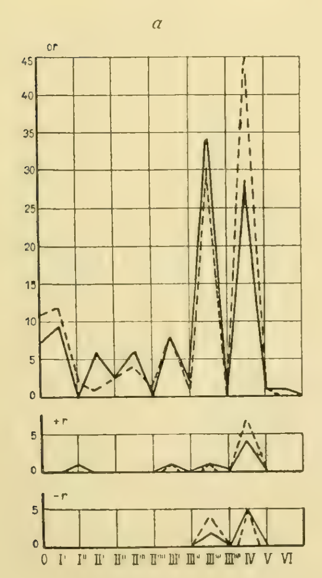
Textfig. 52. *a* Vorder-, *b* Hinterflügeltabelle der I. Zeichuungssonderung mit eingetragenen Anzahlkurven der einzelnen Formeln der Hinterflügel-Zeichnungsfarbe für jeden Ort. — = Männchen, ··· = Weibchen der Pilzschen A. caja L.

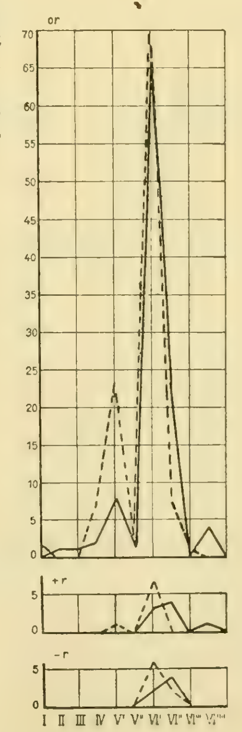
Textfig. 53. Vorderflügeltabelle der II. und III. Zeichnungssonderung mit eingetragener Anzahlkurve der einzelnen Gelbrandformeln an jedem Ort.

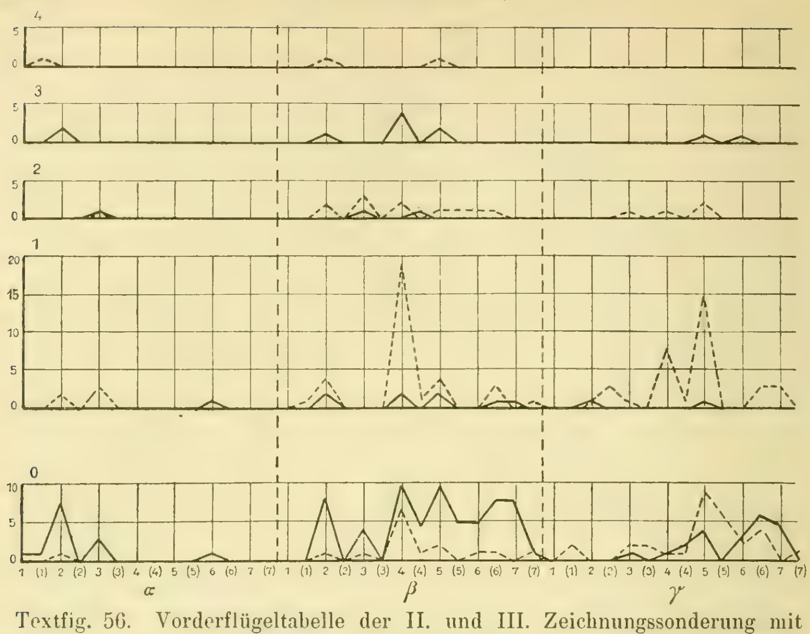


Textfig. 54. Hinterflügeltabelle der II. und III. Zeichnungssonderung mit eingetragener Anzahlkurve der einzelnen Gelbrandformeln der Hinterflügel-Zeichnung an jedem Ort. — = Männchen, ···· = Weibchen der Pilzschen A. caja L.

Textfig. 55. *a* Vorder-, *b* Hinterflügeltabelle der I. Zeichnungssonderung mit eingetragener Anzahlkurve der einzelnen Gelbrandformeln der Hinterflügelzeichnung an jedem Ort. — = Männchen, ···· = Weibchen der Pilzschen A. caja L.



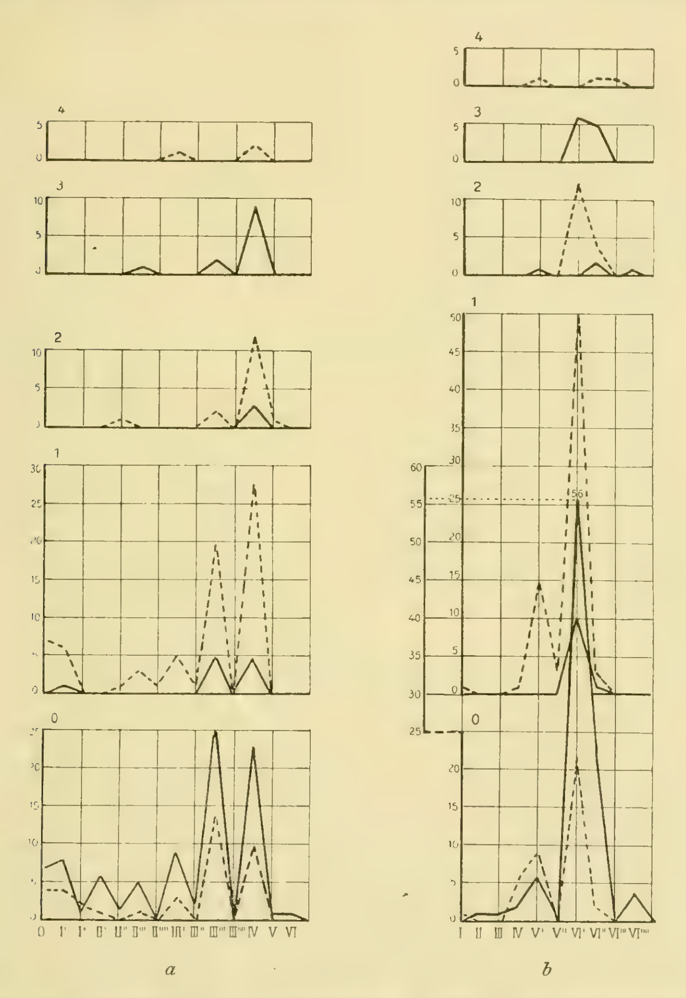




Textfig. 56. Vorderflügeltabelle der II. und III. Zeichnungssonderung mit Kurven der Schulterblätter.

Textfig. 57. Hinterflügeltabelle der II. und III. Zeicknungssonderung mit eingetragener Schulterblattkurve zur Angabe der Verteilung und Anzahl der letzteren. ▬ = Männchen, ---- = Weibchen der Pilzschen A. caja L.

Nach Urech soll eine Korrelation zwischen der Pigmentmenge des Flügels und der der Ausscheidung des schlüpfenden Falters vorkommen, insofern, als dunkel ausgefärbte Tiere mehr Pigment zur Ausfärbung verbrauchen und daher weniger pigmentreiche, d. h. hellere Exkrete liefern und umgekehrt. Obgleich ich



Textfig. 58. *a* Vorder-, *b* Hinterflügeltabelle der I. Zeichnungssonderung mit eingetragener Schulterblattkurve. — = Männchen, ···· = Weibchen der Pilzschen A. caja L.

über 100 Falter daraufhin untersuchte, habe ich diesen Befund niemals bewiesen gesehen.

Zum Schluß noch seien auf einer Tabelle alle diese Verhältnisse dargestellt (Textfigur 59). In ihr sind unter dem

Zeichen eines Merkmales alle Zeichen jedes anderen Merkmales angegeben in Form einer Ziffer, die die Häufigkeit des Vorkom-

	0	1	2	3	4	-	I	+	p	w	wg	c	-g	+g	W	M	H	B	D	-h	h	+h	-z	z	+z	-d	+d	s	bw	bs	b	-r	r	+r	or
	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀	♂♀
0	Schulterblatt					11	24	59	2	20	53	14	4	1	2	10	35	41	6	2	12	9	23	5	23	13	7	6	53	33	2	5	-	4	85
1						2	-	8	1	1	5	1	2	-	1	-	8	1	-	-	1	1	3	1	1	3	-	2	5	3	-	-	-	1	9
2						1	-	4	-	-	3	1	1	-	-	-	1	4	-	-	1	-	2	-	-	2	-	-	3	2	-	-	-	3	2
3						1	4	6	-	2	6	1	2	-	-	-	6	5	-	-	-	-	5	1	3	2	-	-	8	3	-	1	-	-	10
4						-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	3	6	2	-	1	Abdominale Behaarung			2	-	9	2	2	-	2	2	2	9	-	-	4	2	4	1	1	3	-	2	7	6	-	1	-	2	12
I	14	30	7	-	1				-	8	15	4	1	-	-	5	11	12	-	-	3	4	9	3	6	3	-	3	19	6	-	3	-	2	23
+	23	37	7	-	1				1	15	43	11	6	1	1	3	37	30	6	2	7	4	20	3	20	14	7	3	43	29	2	2	-	4	71
p	1	-	-	-	-	-	1	-	Grundfarbe der Vorderflügel						3	-	-	-	-	-	1	1	-	1	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	3
w	8	14	1	-	-	3	10	10							-	4	8	11	-	1	1	1	8	2	5	2	3	5	10	7	1	-	-	2	21
wg	20	31	7	-	-	5	19	34							-	4	29	30	4	1	9	8	13	3	19	14	-	-	44	23	-	5	-	-	62
c	7	23	7	-	3	2	19	19							-	2	8	6	1	-	2	-	8	1	2	2	2	-	9	7	1	1	-	2	14
-g	1	3	1	-	-	1	2	2							-	-	5	4	-	-	1	-	4	-	1	2	1	-	5	4	-	-	-	4	5
+g	3	2	-	-	-	1	1	3							-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	1
W	1	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	Zeichnungsfarbe der Vorderflügel					-	1	1	-	1	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	3
M	2	7	2	-	1	3	5	4	-	5	2	5	-	-						1	1	-	6	-	1	1	-	3	7	-	-	-	-	2	8
H	12	27	5	-	1	5	23	17	-	7	24	13	-	1						-	7	1	19	1	12	10	-	2	35	13	-	4	-	3	43
B	18	36	9	-	1	4	19	41	-	10	26	20	5	3						1	5	8	7	3	13	9	5	-	23	26	2	2	-	3	46
D	7	3	-	-	-	-	4	6	-	1	6	2	-	1						-	-	-	1	2	1	-	2	-	4	2	-	-	-	-	6
-h	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Grundfarbe der Hinterflügel								1	1	-	-	-	-	-	2
h	3	10	3	-	-	-	5	11	1	4	8	3	-	-	1	2	8	5	-									2	9	3	-	-	-	1	13
+h	3	5	2	-	-	2	4	4	-	3	5	1	1	-	-	1	3	6	-									1	6	3	-	-	-	-	10
-z	4	13	1	-	-	4	6	8	-	5	10	1	2	-	-	1	9	8	-									1	19	13	-	4	-	2	27
z	7	7	1	-	2	3	5	9	-	1	10	4	-	2	-	3	4	9	1									2	3	2	-	-	-	1	6
+z	10	19	3	-	-	2	11	19	-	5	11	13	1	2	-	1	13	14	4									1	18	8	-	2	-	-	25
-d	8	7	4	-	1	1	11	8	-	3	9	7	1	-	-	2	7	11	-									-	12	8	-	-	-	3	17
+d	5	12	2	-	-	-	10	9	-	2	5	11	-	1	-	2	1	11	5									-	1	4	2	-	-	1	6
s	7	13	1	-	-	3	11	7	1	6	4	7	2	1	1	9	5	5	1	-	2	2	5	3	1	4	4	Zeichnungsfarbe der Hinterflügel				-	-	1	7
bw	16	33	3	-	2	6	21	27	-	12	28	11		3	-	3	23	25	3	-	8	6	5	9	11	10	5					3	-	4	62
bs	15	24	11	-	-	2	18	30	-	4	24	19	2	1	-	-	15	31	4	-	6	2	8	4	18	4	8					3	-	3	37
b	2	3	1	-	1	1	2	4	-	1	2	3	1	-	-	-	2	3	2	-	-	-	-	1	2	2	2					-	-	-	2
-r	3	3	2	-	-	2	3	3	-	-	5	2	1	-	-	-	4	3	1	-	-	-	1	1	2	2	2	1	3	3	1	Gelbrand der Hinterflügelzeichnung			
r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
+r	-	5	3	-	-	1	5	2	-	1	2	4	1	-	-	-	2	6	-	-	-	-	1	-	3	3	1	-	2	4	2				
or	37	65	11	-	3	9	44	63	1	22	51	34	3	5	1	12	39	55	9	-	16	10	16	16	27	15	16	20	49	43	4				

Textfig. 59. Korrelationstabelle von 7 verschiedenen Merkmalen bei den Pilzschen Arctia caja L.

mens charakterisiert. Ich habe dabei Männchen und Weibchen gesondert behandelt. Wir sehen hier deutlich, daß am ganzen

A. caja-Falter eine Korrelation einzelner Eigenschaften nur in dem Sinne besteht, als daß einige Eigenschaften mit Vorliebe an andere sich koppeln, solche wieder an andere, u. A. einzelne nur an ein bestimmtes Geschlecht usw. Stets jedoch gibt es derart viele Ausnahmen, daß von einem Gesetz nicht die Rede sein kann.

Diese Tafel erlaubt uns aber noch einen anderen Schluß. Und zwar handelt es sich um die Bestimmung der Eigenschaften, die ein rezentes Normaltier aufweist. Alle die Varianten meines Meteriales würden sich gewiß untereinander kreuzen lassen und lebens- bezw. fortpflanzungsfähige Nachkommen liefern. Wir könnten auf diese Weise die Normalart nicht bestimmen. Ich will nun als Normalart das Tier auffassen, welches am häufigsten vorkommt, d. h. seine Eigenschaften am besten vererbt. Dieses läßt sich aus vorliegender Tafel ohne weiteres bestimmen. Wir finden, daß das Normaltier für Männchen und Weibchen in bezug auf einzelne Eigenschaften folgenden Formeln entspricht:

	♂	♀
Schulterblatt	0	1
Behaarung	+	+
VGrf	wg	wg — c
VZf	H — B	B
HGrf	— z	+ z
HZf	bw	bw — bs
Gelbrand	or	or
(von früher ferner bekannt):		
VZF	IV β 4	IV γ 5
HZF	VI′ α 3	VI′ γ 5

Wir sehen also nochmals bestätigt: Mit Ausnahme der Behaarung und des Gelbrandes, wo Normalmännchen und -weibchen sich gleich sind, tendiert das Weibchen in allen Eigenschaften zum Dunkel-, das Männchen zum Hellwerden.

Wir sehen aber, wie selten bei der enormen Variationsbreite der A. caja-Art dieser Normaltypus rein auftritt, wir sehen aber auch zugleich, daß einzelne Varianten erst recht selten in Anzahl zu treffen sind und muß es uns deshalb erstaunen, daß es doch einige einigermaßen fest abgegrenzte Varietäten von A. caja gibt. Im Staudinger- und Rebel-Katalog (L. N. 110, p. 368) sind zwei davon angeführt und folgendermaßen charakterisiert: Var. wiskotti Stgr. (major, al. amt. fasciis albis latioribus, al. post ♂ fere totis albescentibus). Pont. Arm. Also ein heller Südtypus, den

wir durch Wärmeeinfluß nahezu aus einem Normaltier erreichen können (vgl. die STANDFUSSschen Versuchsresultate) Var. americana Harris. (scapulis albis) Am. s. Labr. Dieses Unterscheidungsmerkmal genügt durchaus nicht, denn es gibt, wie ich sah, sehr viele nicht amerikanische Tiere, die die Formel 4 für die Schulterdecke haben. Allerdings haben alle mir bekannten Amerika-Tiere auch diese Formel. Viel wesentlicher ist die Unterscheidung nach der Größe zusammen mit dem Schulterblatt. Es sind die Tiere aus Amerika bedeutend kleiner als andere. Die Formel 4 erreichte STANDFUSS, wie wir sahen, durch Wärme, die Reduktionen der Größe aber durch Kälte. Auch sind die Tiere aus Amerika weit ähnlicher den Kälte- als den Wärmeformen in Zeichnung und Färbung und deshalb ,glaube ich, ist die Var. americana durch den Kälteeinfluß ihrer Heimat entstanden.

In Labrador gibt es einen besonderen Typus, der mir in der STANDFUSSschen Sammlung zu Gesicht kam. Die Vorderflügel desselben waren H und dazu stark rötlich überflutet, die Hinterflügel den STANDFUSSschen gelben Kälteformen fast identisch, in der Zeichnung sehr ähnlich dem Tiere, das ich auf der Tafel XIX *5* abgebildet habe — allerdings nicht in der Farbe.

Dieses wären die drei einzigen, einigermaßen fest umschriebenen Variationen, die sich durch klimatische Einflüsse und geographische Trennung ausgebildet haben. Nun gibt es aber viele Leute, sog. Varietätenmacher, die für jede kleine Abweichung einen neuen Namen haben wollen. Auch für A. caja haben sich solche Liebhaber gefunden. Wie vollkommen wertlos, ja schädlich so etwas ist, hat Prof. STANDFUSS mehrfach in seinen Arbeiten nachgewiesen. Diese Arbeit aber zeigt einem jeden, was für ein Nachteil aus einer solchen Zersplitterung entstehen kann und läßt ohne Zweifel erkennen, daß eine solche nur zur vollkommenen Degeneration jeglicher Systematik führen kann. Es sei deshalb aufs eindringlichste vor dieser „Liebhaberei“ gewarnt.

Die einzige z. T. berechtigte Benennung einer Variante ist von FICKERT gegeben worden und zwar für eine öfters durch Hitzeeinfluß auftretende: ab. futura. Es ist dieses ein unseren Frankfurter Tieren sehr ähnliches Objekt (vgl. Tafel XIX *11*). FICKERT erzielte es auch durch Frost (eine Woche alle 24 Stunden in — 20° C, 1—2 Tage alte Puppen).

Ich habe absichtlich diese typischen Varietäten hier angeführt, einerseits, weil ich später auf sie zurückkommen muß und zweitens, weil ich an ihnen sehen wollte, ob mir nicht einige

Korrelationserscheinungen doch entgangen wären. Aber auch hierbei fand ich nichts Neues. Fassen wir deshalb alles in diesem Kapitel Gefundene zusammen, so folgt:

1) Bei A. caja sind Korrelationen vorhanden zwischen Größe und Geschlecht, Färbung des Thorax und der Vorderflügel, der des Abdomens und der Hinterflügel, sowie endlich zwischen Geäder und der Zeichnung.

2) Weitere Korrelationen außer obigen konnte ich nicht nachweisen.

3) A. caja variiert in kolossaler Breite ohne irgendeine Richtung der Variabilität. Nur var. wiskotti, var. americana und ab. futura sind in die Systematik aufzunehmen. Vor weiterer Spezialisierung muß ich ausdrücklich warnen.

Kapitel IV.

Ontogenetisches.

Wiederholt wurde in der voraufgegangenen Arbeit dieses oder jenes aus der Ontogenie erwähnt und ich finde es deshalb angebracht, etwas näher darauf einzugehen, zumal wir durch diese Studien, auf Grund des biogenetischen Grundgesetzes, zur Lösung phylogenetischer Fragen eine Hilfskraft erschließen. Selbstverständlich kann ich mich hier nicht mehr in Details einlassen. Es mag deshalb nur das berücksichtigt werden, was uns in der Frage nach der Variabilität der Zeichnung, Färbung und des chitinösen Skeletts interessieren kann. Ich glaube am zweckmäßigsten vorzugehen, wenn ich die Methode, der ich folgte und die aus den Präparaten ersichtlichen Schlüsse hier kurz niederlege und zum Schlusse in Form einer Zusammenfassung das Gefundene in Beziehung zu dem uns bisher bekannt gewordenen setze.

Das Material zu vorliegenden Studien gewann ich auf folgende Weise: Einmal züchtete ich eine größere Anzahl Tiere unter normalen Verhältnissen resp. kaufte mir Normalpuppen, deren Alter mir bekannt war, zum anderen Male verwandte ich das bei meinen Versuchen zugrunde gegangene Material zu Schälzwecken. Von dem so erhaltenen Material machte ich nur da

mikroskopische Dauerpräparate, wo es sich direkt lohnte, da es mir für dieses hier nebensächliche Gebiet an Zeit mangelte. Wollen wir nun sehen, welche Schlüsse sich aus diesen Untersuchungen ziehen lassen.

Das Ei der A. caja und ihre Raupe wollen wir zunächst beiseite lassen, nochmals bemerkend, daß die einzelnen Teile der zukünftigen Imago sich ihrer Anlage nach schon in den letzten Stadien vor der Verpuppung der Raupe finden.

Öffnet man zwei Stunden nach der Verpuppung die Puppe, so sieht man an Stelle der Flügel nur dünne, durch die Präparation sehr gefaltete Membranen (die, da es technisch nicht anders möglich, noch in der Chitinhülle stecken). Die Adern, die die Flügel durchziehen, sind leer oder lufterfüllt und so verzerrt, daß sich nichts über ihre Entwicklung in bezug auf das System sagen läßt. Schuppenanlagen sind nur als kleine Höckerchen, und nur stellenweise zu sehen. Diese Flügel sind noch derart zart und dünn, daß eine mikroskopische Präparation wenig brauchbare Resultate gibt. Schnittserien konnte ich aber aus Zeitmangel nicht ausführen. Eines ist aber unzweifelhaft: Zwei Stunden alte Puppen von Normalfreilandtieren haben weder bei Männchen noch bei Weibchen irgendeine Andeutung von Pigmentierung in den Flügeln. Es macht sich nur die hellgelbe Chitineigenfarbe bemerkbar. Puppen von zwei Stunden bis zu 15 Tagen Alter entwickeln sich in der Flügelanlage sehr langsam. Öffnet man eine 16 Tage alte Puppe, so läßt sich der Flügel, wenn auch schwer und stark verzerrt, schon aus der ihn umgebenden Puppenhülse ziehen — er ist also kräftiger geworden. Verzerrt wird er deshalb, weil er stark gefaltet in der Hülse liegt und die Falten beim Herausziehen z. T. geglättet werden. Das Geäder aber hat sich bereits stark ausgebildet und ist in seiner Topographie genau wie das der Imago. An ihm sieht man am besten die Faltung der Flügel. Sie verläuft senkrecht zu den Hauptadern, die infolgedessen wie Wellblechröhren aussehen. Kleinere, feinere Falten liegen wieder senkrecht auf diesen. Die Schuppensäckchen sind schon deutlich sichtbar, namentlich an den Flügelsäumen; die Deckschuppen haben zwei oder keine Processus, die Saumfransenschuppen aber schon eine große Zahl (5—7). Sonst aber sind alle Schuppen noch ohne jede Differenzierung — echte Haarschuppen. Auch Leistchen lassen sich nur an den Saumfransen schwach erkennen.

Pigment ist noch nicht, Plasma, wenn überhaupt, so ganz gleichmäßig über den ganzen Flügel verteilt und zwar hellgelbes. Es scheint mir dasselbe an den Wurzeln der Schuppen dunkler zu sein, wohl weil es schon Pigmente einzuführen beginnt. Doch konnte ich das erst an einer 18 Tage alten Puppe mit Sicherheit konstatieren. Ein Präparat von 19 tägigem Puppenalter zeigte mir die starke Beschuppung der Adern selbst. Diese Schuppen sind aber primitiver als die daneben liegenden der Interkostalräume, sie sind noch echte Haare, während letztere bereits ventrodorsal abgeplattete und lateral verbreitete echte Schüppchen geworden waren, in denen sich überall schon Leistchen und Pro cessus bemerkbar machen. Mit dem 20. Tage machte sich das Eindringen des Pigments rapid bemerkbar und zwar hauptsächlich auf dem Wege durch die Adern II und III. Am 21. Tage ist der Flügel schon voll ausgefärbt und bereits mit der ganzen typischen Zeichnung versehen, mit der Ausnahme, daß die weiße Grundfarbe der Vorderflügel noch von rotpigmentierten Partien durchzogen ist, die aber bei älteren Puppen schwinden und zwar in dem Maße, als die Zeichnung an Dichte zunimmt. Auch ist der Blauschiller der Hinterflügel noch nicht vorhanden. Das in den Adern liegende Pigment bleibt auch noch längere Zeit rot. Je älter nun die Puppe wird, der das Flügelpräparat entnommen wird, desto dunkler und dichter werden die Farben und desto reiner ist deren Ton. Das rote Pigment auf den Grundfarbenbändern schwindet auf der Oberseite der Vorderflügel und bleibt nur auf der Unterseite bestehen, wie wir es schon bei mancher Imago sahen: Es ist also auch hier wieder eine infero-superiore Entwicklung der Vorderflügelzeichnung zu erkennen, denn die Unterseite bleibt auf einem primitiveren Zustande stehen. Bis auf dieses rote Pigment, das sowieso auf den Hinterflügeln erhalten bleibt, verhalten diese sich in ihrer ontogenetischen Entwicklung wie die Vorderflügel. Der Blauschiller macht sich erst am 30. bis 35. Tage bemerkbar. Das rote Pigment, welches sich längere Zeit in den Adern lagerte, schwindet am 25. Tage. Wir sahen bisher folgendes:

Vom 1. bis zum 20. Tage war von einer Ausfärbung nichts zu sehen. Diese vollzog sich in großer Schnelligkeit während des 20. und 21. Tages und war am 30. bis 35. Tage vollendet. Allerdings war es mir bisher nicht möglich, die eigentliche Ausfärbung der Flügel in der Zeit vom 19. bis 20. Tage zu verfolgen, Einmal, weil diese Termine etwas schwankten, traf ich nicht den

richtigen Moment der Entwicklung und zweitens übersah ich leicht dieses relativ plötzliche Ausfärben. Auf Grund der Fischer- und Schroeder'schen Ansicht, daß Kälte zwar die Entwicklungszeit verändere, nicht aber die Entwicklung während der Exposition vollkommen hemmt (vgl. auch Kosminsky weiter oben), hoffte ich bei Kältetieren dieses Stadium eher zu treffen, da es infolge der Entwicklungshemmung längere Zeit anhält. Und tatsächlich, hier gelang es mir mehrfach und zwar bei einer Serie von Tieren, die ich 22 Tage lang in 0 bis 2° C hielt und dann in Abständen von je einem Tage zu je sechs Tiere abtötete und schälte, diese Entwicklung zu verfolgen. Gleich bei den ersten, also 22 Tage alten Puppen, traf ich denn auch ein Mittelstadium zwischen der noch fehlenden und der vollendeten Ausfärbung. Daß dieses Stadium am 22. Tage zu treffen war, statt wie normal am 19. bis 20., beweist uns, daß tatsächlich die Kälte hemmend, nicht aber direkt unterbrechend wirkte. Wollen wir uns nun dieses Übergangsstadium ansehen: Es beginnt die Ausfärbung mit Einführung hellgelbbraunen oder weißen Pigments, welches an den Stellen dichter sich niederlegt, an denen später die Zeichnung entsteht und zwar schreitet die Ausfärbung von der Wurzel saumwärts vor. Am ehesten fertig ist die schwarze Zeichnung auf dem Hinterflügel. Z. T. an Ort und Stelle, z. T. neu eingeführt, verwandelt sich das gelbe Pigment in rotes, um aus diesem teils in braunes, teils in schwarzes überzugehen. Am längsten ungefärbt bleiben die Adern (weißes Pigment ist allerdings schon auf sehr jungen Stadien dort zu treffen). Mir will es scheinen, daß das Anfangspigment, d. h. das weiße bis hellgelbbraune, sich zunächst überall in rotes verwandelt, aber nicht in seiner ganzen Menge. Ein Teil, besonders auf den Vorderflügeln, bleibt weiß. Der rote Teil wird nun nach und nach zu braun oder schwarz und zieht sich dabei an die Orte der späteren Zeichnung zusammen. Daher finden wir noch so lange rotes Pigment in den weißen Grundfarbenbändern. Die Schuppen auf den Adern beginnen sich erst vom 22. bis zum 25. Tage zu färben, nachdem der Rest der Zeichnung vollendet.

Nun noch einige Ausnahmefälle. Bei meinen Extremen, Hitze- und Frostversuchen, gingen mir alle Tiere ein. Auch von diesen schälte ich einige, und zwar erst nach 60 Tagen der Exposition, also nach einer Zeit, die fast das Doppelte der normalen A. caja-Puppenruhe (34—36 Tage) beträgt. Hier fand ich, ganz gleich, ob die Tiere zu Ende des Versuches noch lebten oder

nicht, oder gar zu Anfang derselben schon gestorben, durchweg folgendes: Das gelbe Pigment hatte sich, ohne in rotes überzugehen, dicht über den ganzen Flügel verbreitet und eine braune Farbe angenommen, etwa wie die, welche wir auf dem Tiere finden, welches auf Taf. XIX, Fig. 12 abgebildet ist. Die Pigmentierung ist unrein, die Schuppen verklebt, die Flügel und das Geäder vollkommen verkrüppelt (letzteres mit Ausnahme) und auch der Thorax war einfarbig schmutzig braun. Das ganze Tier war vollkommen zeichnungslos.

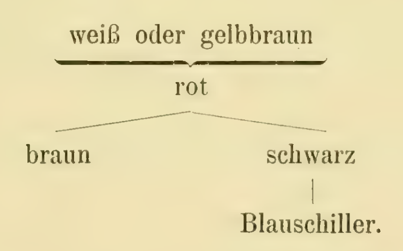
Aus alle diesem lassen sich folgende Schlüsse ziehen:

1. A. caja hat eine normale Puppenruhe von 34 bis 36 Tagen.

2. Die Schuppenbildung beginnt sehr früh und ist schon am 16.—17. Tage nahezu vollendet. Am ehesten entwickeln sich die Saumfransen- und Deckschuppen, am langsamsten die Wurzelfeldschuppen und die auf den Adern, welche beide letztere auch an der Imago am primitivsten bleiben.

3. Das Geäder wird von Anfang an fertig in seiner Topographie angelegt.

4. Die ontogenetische Farbenreihenfolge bei A. caja ist folgende:



5. Direkt in den Flügel wird nur weißes und gelbbraunes Pigment eingeführt. Die anderen Farben entstehen teils an Ort und Stelle aus diesen, teils ziehen sie sich von anderen Orten des Flügels zu den bestimmten zusammen.

6. Die Ausfärbung selbst erfolgt binnen 2—5 Tagen (exklusive Blauschiller, der 10 Tage braucht) und ist es deshalb schwer, dieselbe genau zu verfolgen; sie beginnt am 19.—20. Tage der Puppenruhe.

7. Kälte hemmt, aber unterbricht die Ausfärbung nicht.

8. Frost und Hitze unterbrechen die normale Entwicklung und ändern wahrscheinlich direkt das weiße bis gelbbraune Pig-

ment in braunes um, ohne den roten Übergang. Auch schwindet jede Zeichnungsdifferenzierung. Auf diese Einflüsse reagierte totes und lebendes Material in analoger Weise.

In vielen Dingen ähnliche Resultate erhalten wir bei Durchsicht anderer Körperteile auf ihre ontogenetische Entwicklung hin. Tun wir das z. B. mit den Beinen. Wir sehen schon am ersten Tage die Beine, — was das rohe Skelett anbetrifft — fix und fertig. Es fehlen nur noch die Haare und Dornen (respektive sie sind sehr schwach entwickelt) und die Pigmentierung. Auch hier beginnt die Pigmentierung und Beschuppung beinahe plötzlich am 19. Tage und ist spätestens am 25. Tage vollendet. Am Femur bildet sich ein sehr langer dichter Haarschopf, anfangs ohne Pigment und dann rot bis braun sich färbend. Dieser Haarschopf ist zur Tibia gerichtet und am ersten Beinpaare am stärksten, am dritten am schwächsten entwickelt. An der Tibia sind die Haare borstenähnlich, d. h. viel kürzer und stärker zu den Tarsalia werdend. Auf diesen letzteren sitzen außer kurzen Haaren noch einige, nach unten und innen gerichtete Dornen. Am unteren Ende der Tibia des zweiten Beinpaares sitzen nebeneinander nach innen zwei Schienblättchen, am dritten Beinpaar deren vier, und zwar je zwei Stück übereinander. Sie fehlen dem ersten Beinpaar und laufen in kleine harte Stachelspitzen aus. Alle diese Anhänge sind im kleinen schon am 1. Tage vorhanden, wachsen allmählich aus und werden vom 19. Tage an pigmentiert, und zwar an allen Gelenken — in der Beugungsrichtung nach innen — dunkelbraun bis schwarz; ebenso auch an der letzten krallentragenden Tarse. An allen anderen Teilen ist die Pigmentierung gelb bis rot. Also:

1. Die Beine sind schon am 1. Tage fertig bis auf die Beborstung und Pigmentierung.

2. Diese tritt erst vom 19. Tage an auf, um schon am 25. Tage vollendet zu sein.

3. Wie man an gehemmten Kältetieren konstatieren kann, gehen die Pigmentierungen in der Richtung: I.—III. Beinpaar und Coxa—Tarsalia vor sich.

4. Die Beborstung ist am dichtesten an der Coxa, dem Trochanter und dem Femur, und ist in Färbung und Bau desto ähnlicher der des Thorax, je näher sie diesem steht. An den Tarsen nimmt die Behaarung ab, aber es bilden sich Dornen. Nur die Gelenke, und zwar immer das Ende des vorhergehenden Beingliedes und das Ende der letzten Tarse, zeigen dichtere Be-

haarung. Diese Tarse zeigt zwei Krallen und zwei bürstenartige Gebilde, welch letztere am ersten Beinpaar am besten entwickelt ist.

5. Eine Variabilität konnte ich nur in Form einer stärkeren Ausbildung des Chitinskeletts bei Wärme und Kälte und einer schwächeren bei Hitze und Frost nachweisen. Eine Präponderanz irgendeines Geschlechtes konnte ich aus Materialmangel nicht feststellen.

In ganz ähnlicher Weise verhält es sich bei der Entwicklung der chitinösen Kopulationsapparate. Schon vom ersten Tage an sind diese morphologisch vollendet, aber derart zart und fein, daß es unmöglich ist, sie sauber zu präparieren. Am 20. Tage ist dieses Geschlechtsorgan so weit gefestigt, daß es sich herausmazerieren läßt. Das Chitin, noch fast pigmentlos, trägt keinerlei Borsten und Haare. Ebensowenig sind die Penishaubenhöckerchen gebildet. Die Haare, zunächst auf den Valvenhörnern, dann auf dem Penisdeckel und zuletzt auf den inneren Vorsprüngen der Valven, beginnen sich erst am 22. Tage zu bilden, wobei zugleich die Pigmentierung des Chitins zunimmt. Diese erreicht ihr Ende am 25. Tage. Hier sind dann auch zum erstenmale die Penishöcker und Warzen auf der Haube zu erkennen, und zwar als größere runde Ausstülpungen. Vom 25. Tage bis zum Imaginalstadium treten keinerlei Veränderungen mehr auf. Also:

1. Die Kopulationsorgane sind bis zum ca. 20. Tage haar- und höckerlos.

2. Etwa am 22. Tage finden wir Haare und die Pigmentierung nimmt zu.

3. Die Penishaubenhöcker und die Pigmentierung sind am 25. Tage vollendet.

Von den Flügelschuppen habe ich bereits gesprochen, deshalb wollen wir nun noch kurz die des Abdomens behandeln. Die Schuppen des Abdomens bilden sich kontinuierlich, aber äußerst langsam. Am 22. Tage sind die langen Haarschuppen gebildet, aber es ist noch keine Differenzierung unter ihnen eingetreten und ebensowenig ist eine Pigmentierung zu erkennen. Erst am 22. Tage sind, außer den Haarschuppen, die nun pigmentiert sind, schon deckenschuppenähnliche große und lanzettliche kleine Schuppen zu finden, die sich durch Auftreibung und seitliche Abplattung aus den Haarschuppen gebildet haben. Am 32. Tage sind die Schuppen in allen Beziehungen denen der Imago gleich. Also:

1. Die Abdominalschuppen verhalten sich analog den Flügelschuppen, indem sie sich aus den Haarschuppen differenzieren. Erst nach vollendeter Formbildung erfolgt die Ausfärbung.

2. Die Ausfärbung erfolgt wiederum in kurzer Zeit, etwa vom 25. bis zum 28. Tage der Puppenruhe.

Die Fühler endlich verhalten sich analog den Extremitäten. Auch sie sind ihrem Skelett nach zwar zart, aber doch schon von Anfang an fertig. Nur die Ausbildung der Sensillae und die Ausfärbung erfolgt vom 20. bis zum 25. Tage.

Fassen wir nun alle die in diesem Kapitel gefundenen Schlüsse zusammen, so sehen wir:

I. In der eintägigen Puppe sind alle Körperteile, ihrem grobmorphologischem Bau nach, bereits vollendet. Nur die Flügel haben noch nicht ihre spätere Form, da sie stark gefaltet in ihrer Hülse lagern.

II. Die Entwicklung aller Haare, Borsten, Dornen und sonstiger Anhänge geht bis zum ca. 19. Tage sehr langsam vor sich. Wahrscheinlich werden die Kräfte für die Ausbildung innerer Organe verbraucht. Vom 19. bis zum ca. 25. Tage erfolgt rapid die Fertigstellung aller dieser Anhänge und zugleich dringt Pigment an alle die Stellen, wo es an der Imago zu finden ist. Dabei sehen wir folgende Reihenfolge der Pigmentierung eingehalten. Beginnend vom Thorax schreitet die Ausfärbung radial: in die Beine (hier zunächst das I., zuletzt das III. Beinpaar treffend), die Flügel, das Abdomen, die Fühler und andere Kopfteile.

III. Stellen wir uns auf den Standpunkt des biogenetischen Grundgesetzes, so können wir sagen: Das ontogenetisch-primitivste Kleid der A. caja ist auch das phylogenetisch primitivere, und zwar wäre es folgendes: Zeichnung und Färbung der Flügel noch ein wenig unscharf begrenzt, vorwiegend rötlich statt braun, braun statt schwarz auf den Vorderflügeln, gelb statt rot und braun statt schwarz auf den Hinterflügeln (ähnlich den Labrador- und dem Standfussschen Kältetier). Die Chitinteile sind wenig pigmentiert, wenig behaart und beborstet. Die Schuppen vorwiegend haarähnlich. Kurz alle Merkmale sind primitiver und einfacher. Alle diese Schlüsse lassen sich am klarsten an den Hinterflügeln studieren, die sowieso primitivere Merkmale (exklusive in der Färbung) führen.

Anhang.

Temperatur-, Licht-, Feuchtigkeits- und Nahrungsversuche an A. caja.

Ein Jahr lang suchte ich durch eigene Zuchtversuche zu bestimmten Schlüssen zu gelangen. Die Versuche gelangen mir aber nur zum Teil. Zum Teil aber decken sie sich vollkommen mit denen von Professor STANDFUSS. Ich verzichte deshalb, auf die meinigen einzugehen, denn ich habe im Kap. II, p. 462 die STANDFUSS'schen Versuche genau durchgesprochen.

UDEsche Inzuchtversuche.

Während meines Aufenthaltes in Berlin, zwecks Durchsicht des dortigen Arctiiden-Materials, gelang es mir durch das freundliche Entgegenkommen des Herrn Präparators UDE, dessen Material aus einem Inzuchtversuche mit A. caja zu sehen. Die Resultate dieser Versuche lassen sich wie folgt fassen.

Bei fortgesetzter Inzucht entstanden schon in der zweiten Generation gelbe statt rote Hinterflügel. Die Tiere wurden den STANDFUSSschen Kälteformen ähnlich. In der dritten Generation festigte sich dieses Merkmal noch mehr, d. h. gelb dominierte vollkommen über rot. Die Ähnlichkeit mit den STANDFUSSschen Kältetieren war hier noch stärker, da sich auf manchen Hinterflügeln eine Berußung deutlich bemerkbar machte. Merkwürdigerweise schlug diese Inzuchtform in der vierten Generation wieder zurück in die mit roten Hinterflügeln versehene Stammform. Dieses kann ich mir, da Herr UDE sich selbst darüber nicht äußerte, nur auf folgende Weise erklären. Es wurde vielleicht aus Versehen ein Stammtier zur Copula zugelassen, oder die Nachkommenschaft bestand nicht aus reinen Formen, sondern sie enthielt noch latentes Rot. Bei korrektem Vorgehen wäre es meiner Ansicht nach unmöglich gewesen, die schwache latente rote Farbe gegen die starke gelbe wieder hervorzubringen. Viel erklärlicher ist es wiederum, daß die fünfte Generation steril blieb — Inzucht schwächte eben hier die Fortpflanzungsfähigkeit. Wir sehen aber trotz des weiteren Mißlingens der Versuche: gelb dominiert über rot oder der primitivere phylogenetisch ältere Charakter über den fortschrittlicheren phylogenetisch jüngeren. In der vierten Generation zeigt sich schon eine durch Inzucht hervorgerufene Schwäche in Form der unregelmäßigen Verteilung

des schwarzen Pigments auf den Hinterflügeln, d. h. der Berußung und diese Schwäche wächst rapid, so daß die fünfte Generation, trotz vielleicht frisch hinzugekommener Säfte, steril wird.

Glasersche Inzuchtversuche.

Weniger klar sind die Inzuchtversuche von F. Glaser in Berlin[1]).

Die Glaserschen Tiere weisen in der zweiten Generation karminfarbige Hinterflügel auf. In der dritten Generation wurden diese heller bis ziegelrot, zugleich mit brauner Überfärbung. In der vierten Generation wurden die Flügel blaßgelb. In der fünften kam die rezessive Farbe wieder etwas vor und der Flügel wurde rosa. In der sechsten Generation dominierte wieder reines gelb, in der siebenten und achten gelbrot und mattrosa. Auch hier sehen wir das Dominieren von gelb. Da Glaser aber nichts Näheres über die Art der Auswahl der Tiere zur Weiterzucht sagt, wäre es möglich, daß bei der sechsten Generation nur rezessive Falter schlüpften und diese dann wieder gekreuzt wurden. Eine Schwächung der Falter scheint sich nicht bemerkbar gemacht zu haben. Interessant ist ferner, daß die am Stammtier braune VZf in der fünften Generation rötlich wurde, also wieder eine Dominanz des primitiveren Charakters vorlag. Die normale VZ verschmilzt zwar immer mehr und mehr, d. h. hier ist das neuere Merkmal dominierend, aber sie wird zugleich immer korupter. Die fünfte Generation z. B. ist ab. futura Frr. ähnlich. Die HZ nimmt bis zur sechsten Generation ab, ist hier zeichnungslos und nimmt weiter wieder zu. Es liegt hier also dieselbe Regellosigkeit vor, die ich schon für die Hintergrundfärbung nicht zu erklären vermochte.

Aber einige Resultate daraus seien erwähnt:

1. Meine Versuche, so mißlungen sie auch sind, zeigen in großen Zügen dieselben Resultate, wie sie Standfuss bei seinen Versuchen fand.

2. Partielle Körperbeeinflussung von Puppen führt zu Asymmetrien der Imago.

3. Bei Inzuchtversuchen dominiert: gelb der Hintergrundfarbe über rot, seitliche Zeichnungsverschmelzung der Vorderflügel über deren Auflösung, Auflösung der HZ über deren Ver-

1) Berliner Entomolog. Ztschr., 1908, Bd. LIII.

breiterung. — Meist also der phyletisch ältere Charakter über den phyletisch jüngeren.

4. Inzucht schwächt die Nachkommenschaft bis zur krankhaften Deformation einzelner Merkmale (VZ bei Glaser, Berußung bei Ude) oder gar bis zur sexuellen Sterilität (Ude).

Kapitel V.

Variabilität einiger anderer Arctiiden.

Wir haben bisher ausschließlich von A. caja gesprochen. Die Variationsbreite dieses Falters, die Gesetze, denen er bei der Variabilität unterliegt durchgesehen und seine mutmaßliche phylogenetische Entwicklung auf Grund seiner Ontogenie studiert. Um nun auch rein phylogenetisch vorzugehen, d. h. die Stellung der A. caja innerhalb ihrer Verwandten und eben diese Verwandtschaft kennen zu lernen, müssen wir, allerdings in sehr kurzer Form, die für A. caja durchforschten Verhältnisse an einigen anderen Arctiiden untersuchen. Ich war hierbei aber ausschließlich auf fremdes Material und fremde Versuchsresultate angewiesen und da diese, z. T. wenigstens schon publiziert sind, kann ich mich hier kurz fassen. Gründe für das spezielle Verhalten einzelner Tiere spare ich mir überhaupt zu nennen, da es meist dieselben sind, welche A. caja beeinflussen oder aus diesen leicht abzuleiten sind.

Bei der Auswahl der nun folgenden Arctiiden ging ich von dem Prinzip aus, nur die Tiere zu berücksichtigen, die entweder biologisch oder grobmorphologisch der A. caja wirklich nahe stehen. Zu solchen rechnete ich folgende: A. flavia Fuessl., A. villica L. und ihre Var. konewkai Frr., A. fasciata Esp., A. aulica L., A. hebe L. und wenige andere (wo uns nur Spezielles interessiert). Diese und — um die Arbeit nicht allzusehr auszudehnen — nur diese seien für vorliegenden Zweck berücksichtigt.

Wir beginnen mit der, der A. caja am nächsten stehenden Art, insofern deren Raupe, Puppe, kurz die ganze Lebensweise mit der unseres Tieres fast identisch ist.

Arctia flavia Fuessl.

Was den allgemeinen Bau dieser Arctiidenart anbetrifft, so ist er von dem der A. caja nur durch eine etwas größere Aus-

dehnung, besonders der Flügel ausgezeichnet. Die Form der Flügel und das damit verbundene Geäder zeigt keine Unterschiede. Die Zeichnung der A. flavia ist eine recht konstante, was sich wahrscheinlich auf Grund einer früher, lang andauernden Isolation erklären läßt, die einen Charakter festigt und ihn dadurch gegen eine Variationstendenz schützt. Da auch heute noch A. flavia im Verhältnis zu den anderen Arctiiden sehr isoliert lebt, so findet man unter den Freilandtieren kaum eine Variante auffälliger Art, und doch hat sich langsam eine durch die Isolation für alle Arten gleichgerichtete, fortschreitende Entwicklung bemerkbar gemacht, denn die Zeichnung der Vorder- als auch (vielleicht wohl in geringerem Maße) der Hinterflügel ist auf einer relativ hohen Stufe der Entwicklung. Die Zeichnung beider Flügel steht der der A. caja derart nahe, daß wir dieselben Formeln anwenden können, um sie zu bezeichnen, und zwar für die Vorderflügel: IV γ 7, für die Hinterflügel VI′ oder VI″, α bis β, 3 oder (3). Die Abdominalzeichnung ist dagegen primitiver als bei A. caja, denn wir finden fast nur eine kontinuierlich rautenförmige Dorsale, also eine typische Längszeichnung. Die Farben sind am Freilandtier recht konstant: Die VGrf = $w - wg$; die VZ = schwarz; die HGrf = $-h$ bis gelb; die HZf endlich = schwarz. Das Abdomen dagegen ist hier, wie bei A. caja manchmal, stets dunkler, d. h. $+h$ bis z. Schulterdecken sind stets vorhanden. Wir sehen also, daß A. flavia, vielleicht mit Ausnahme der VZf, primitiver als A. caja ist. Wir wollen nun zusehen, zu welchen Schlüssen Temperaturversuche mit diesen Tieren berechtigen. Prof. STANDFUSS stellte mir in liebenswürdiger Weise seine A. flavia Temperaturserie zu diesem Zwecke zur Verfügung. Während mäßige Kälte und Wärme kaum nennenswerte Veränderungen hervorrufen, tun dieses wohl schärfere Einflüsse. Dieses ist auch nicht anders zu erwarten, bedenkt man die Lebensweise dieser Tiere. Leben sie doch an steinigem Boden mit spärlichem Pflanzenwuchs in größerer Gebirgshöhe der Schweiz und des Altaigebirges (L. N. 46 und 110). Am Tage glühender Sonne. in der Nacht empfindlicher Kälte ausgesetzt, sind sie an solchen Temperaturwechsel gewöhnt, d. h. angepaßt und, da Wärme und Kälte in den meisten Wirkungen sich entgegengesetzt verhalten. heben sich etwaige Veränderungen wegen der schnellen Aufeinanderfolge dieser konträren Einflüsse im Freiland auf. Niedere Kälte und Wärme entsprechen den dieser Art natürlichen Reizen und wirken daher nicht verändernd. Lang andauernde Wärme oder Kälte resp. stärkerer

Einfluß dagegen bilden einen der Art fremden Reiz und ist daher hier eine Reaktion zu erwarten. Da jedoch das Tier an und für sich recht konstant ist, so werden Veränderungen schwer durchdringen und wenn, so nur in geringem Maße.

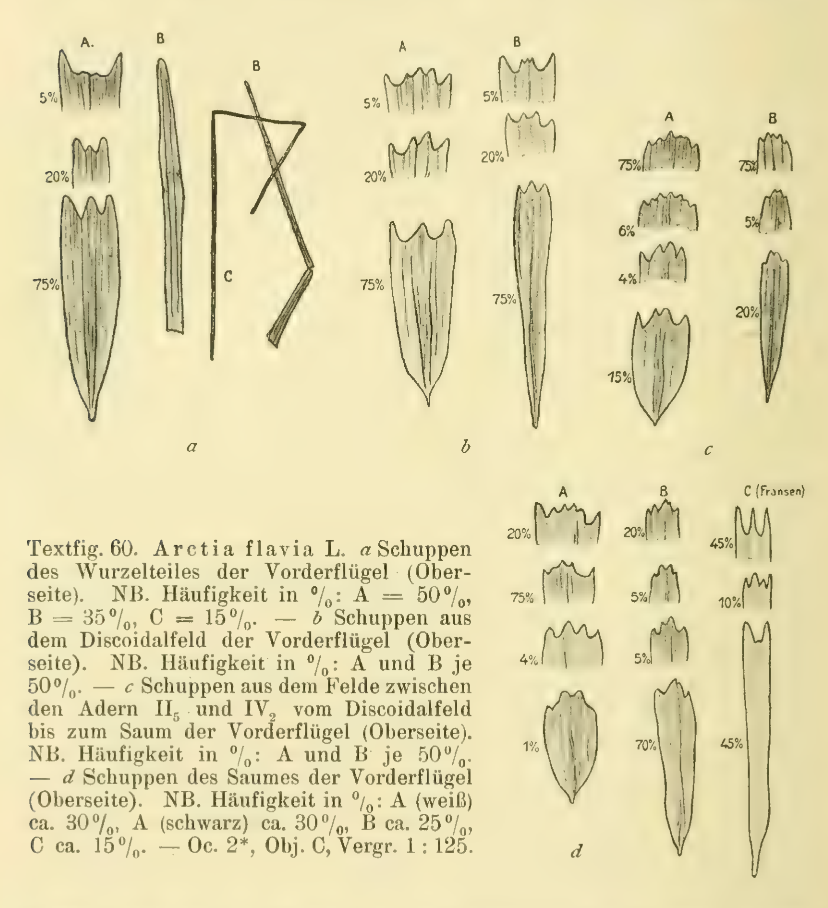
Prof. STANDFUSS ist es aber doch gelungen, typische Kälte- und Wärmeformen sowie Hitzeformen zu erzielen und diese wollen wir jetzt kurz besprechen. Zunächst in bezug auf die Zeichnung: jeder extreme Temperaturreiz, sei es Kälte oder Wärme, verwischt die scharfe Begrenzung der Zeichnung und wirkt diese dadurch schon allein matter. Außerdem zieht jeder dieser Versuche eine Auflösung der Zeichnung nach sich. Am leichtesten schwindet die schwarze Zeichnung bei C_1, D_1, E_1, indem zunächst Ader II weiß wird und dieses Weiß sich dann nach und nach bis zum Vorderrande der Vorderflügel erstreckt. Dann beginnt die, normalerweise vollkommen zu einem Fleck verschmolzene sog. „W-Zeichnung" sich in die einzelnen Bänder aufzulösen, besonders bei Wärmeformen. Während die Kälteformen dieses nur andeutungsweise zeigen, geschieht es bei extremen Wärmeformen so stark, daß sich die W-Zeichnung der der A. caja nähert und etwa der Formel $\gamma 4$, ja sogar $\gamma 2$ entspricht. Die Hinterflügelzeichnung ist konstanter, schwindet aber durch Wärme öfters fast ganz. Bei Hitzeformen (ein Freilandtier) ist die W-Zeichnung völlig geschwunden und nur die Adern sind noch ein wenig pigmentiert, so daß der Vorderflügel berußt erscheint.

Viel größer ist der Temperatureinfluß auf die Färbung. Die Kälte erzeugt matte Farben: Das Schwarz der VZ wird grau, das Gelb der Hinterflügel wird heller, aber intensiver und zeigt oft eine starke Berußung. Im extremsten Falle wird selbst der Leib grellgelb. Bei Wärme werden die Hinterflügel rot. Je länger die Wärme anhält, desto röter die Hintergrundfarbe. Wir sehen also auch hier, daß Kälte primitivere, Wärme höhere Farben erzielt. Die Textfig. 24 möge auch für A. flavia die typischen Varianten, wie sie unter künstlichem Einfluß entstehen, darstellen. Wenden wir uns jetzt einigen anderen Merkmalen von A. flavia zu, z. B. den Schuppen.

Die Schuppen von A. flavia unterscheiden sich nicht sonderlich von A. caja. Ihr Bau ist ein viel robusterer und sie sind größer. Das Tier ist aber selbst größer und derber als A. caja. Stark ausgebildete Leistchen, kräftiger ausgeprägte Unterschiede zwischen den einzelnen Schuppentypen, geringe Variation — alles das deutet darauf hin, daß A. flavia früher lange isoliert gewesen

und daher seine Merkmale gefestigt sind. Derbe Processus aber zeigen uns zugleich, daß A. flavia primitiver als A. caja ist. Textfig. 60, 61 zeigen uns eine Serie dieser Schuppen.

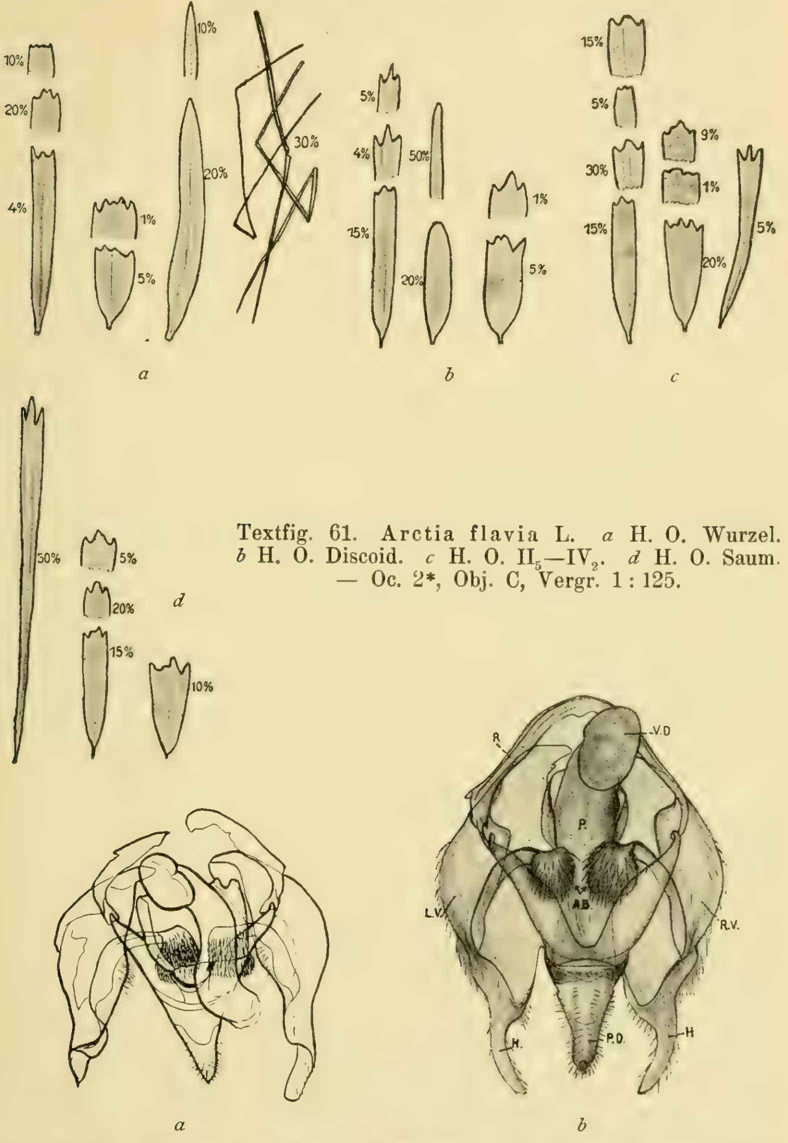
Nun wenden wir uns dem für uns besonders wichtigen männlichen Kopulationsapparat zu. Ein wesentlicher Unterschied mit dem der A. caja im Bau ist nicht zu konstatieren. Nur ist auch dieser Apparat stärker und derber und die Ausbildung der



Textfig. 60. Arctia flavia L. *a* Schuppen des Wurzelteiles der Vorderflügel (Oberseite). NB. Häufigkeit in %: A = 50%, B = 35%, C = 15%. — *b* Schuppen aus dem Discoidalfeld der Vorderflügel (Oberseite). NB. Häufigkeit in %: A und B je 50%. — *c* Schuppen aus dem Felde zwischen den Adern II_5 und IV_2 vom Discoidalfeld bis zum Saum der Vorderflügel (Oberseite). NB. Häufigkeit in %: A und B je 50%. — *d* Schuppen des Saumes der Vorderflügel (Oberseite). NB. Häufigkeit in %: A (weiß) ca. 30%, A (schwarz) ca. 30%, B ca. 25%, C ca. 15%. — Oc. 2*, Obj. C, Vergr. 1 : 125.

Haare, Borsten und Dornen ist eine andere als bei A. caja. Valvenhörner und Penisdeckel sind hier wie dort behaart — hier aber stärker. Die Valven der A. flavia haben keinen besonderen Ort starker Beborstung wie A. caja, sondern sind außen bis hinauf zum Ring behaart. Am wesentlichsten unterscheiden sich die Penisaufhängebänder. In ihrem Bau sind sie denen der A. caja identisch, ihre äußeren Enden tragen aber zwei große Borsten-

polster, wie Textfig. 62 zeigt, während diese Gebilde bei A. caja haarlos sind. Die Penishaube endlich hat auch Warzen und zwar



Textfig. 61. Arctia flavia L. *a* H. O. Wurzel. *b* H. O. Discoid. *c* H. O. II_5—IV_2. *d* H. O. Saum. — Oc. 2*, Obj. C, Vergr. 1 : 125.

Textfig. 62. *a* Schema des Kopulationsapparates von Arctia flavia ♂. Oc. 2*, Obj. a*5, Vergr. 1 : 13. *b* A. flavia, Züricher Präparat. Oc. 3, Obj. a*5, Vergr. 1 : 13.

ganz flache runde, sehen denen der A. caja ähnlich. Bis auf diese Behaarung scheint bei A. flavia alles roher und primitiver

zu sein, so daß die Behaarung wohl eine nachträgliche Entwicklungsfolge ist. Die Beine unterscheiden sich von denen der A. caja nur durch dichtere Beborstung und stärkeres Chitin, welch letzteres sich darin bemerkbar macht, daß auch das erste Beinpaar an der Tibia zwei Schienchen trägt. Wir wissen nach Kosminsky, daß stärkere Chitinausbildung eine Kältefolge ist. Kälteformen sind aber meist phylogenetisch ältere, d. h. primitivere. Die Standfussschen Temperaturtiere konnte ich leider nicht anatomisieren und kann ich deshalb über alle diese Teile nichts Näheres in bezug auf ihre Reaktion auf äußere Reize angeben.

Die Fühler von A. flavia sind kräftiger in ihrer Chitinausbildung. Die inneren Fieder aber viel schwächer als bei A. caja, die äußeren um so länger. Die Sensillae sind etwas spärlicher verteilt, aber derber. Besonders macht sich das spärliche Vorkommen der S. coeloconica und die gute Ausbildung der S. chaetica bemerkbar. Also die Organe der feineren Empfindung — des Geruches — sind weniger gut entwickelt. Alles in allem können wir sagen: Sowohl biologisch als auch morphologisch-anatomisch steht A. flavia der A. caja sehr nahe, ist aber in allen Punkten primitiver bis auf einzelne wenige Merkmale. Wir haben bei A. flavia stärkeres Chitin, dichtere Beborstung usw., kurzum Merkmale, die alle darauf schließen lassen, daß A. flavia ein Tier ist, welches lange Zeit einem kühlen Klima ausgesetzt gewesen ist. Die verhältnismäßig geringe Variationsbreite läßt sich wiederum aus einer langandauernden und noch rezenten Isolation erklären.

Näheres über das Verhältnis dieser beiden Arten zueinander sei im nächsten Kapitel gesagt. Wir aber wollen uns jetzt zuwenden der

Arctia villica L.

A. villica ähnelt in Form, Geäder, Größe und Gestalt vollkommen der A. caja. Sie ist aber ein reiner Flecktypus, der mit A. caja wenig verwandt ist und wohl erst durch Querzeichnungstypen dazu entstanden ist. Villica ist eine lange nicht so isolierte Art wie A. caja, kommt sie doch nach Kirby (L. N. 46) und Rebel (L. N. 110) in Europa, Kleinasien, Syrien, Persien usw. vor und ist daher auch schon weit variabler.

In der Zeichnung ist A. villica derart verschieden von A. caja, daß man weder für die Vorder- noch für die Hinterflügel die uns bekannten Formeln anwenden kann. Ich will deshalb nur andeutungsweise die Variationsbreite dieser Art angeben.

Die Variabilität der A. villica in bezug auf die Flügelzeichnung besteht in einer verschiedenen Ausbildung der Grundfarbenflecke. Normalerweise haben sie einen großen an der Wurzel der Vorderflügel. Es folgen sodann zwei größere und zwei kleinere saumwärts liegende Flecke aufeinander und parallel zur Discoidalader liegen von oben nach unten zwei große und ein kleinerer Fleck. Am Seitensaum, nahe der Vorderflügelspitze, lagern dann noch ein bis zwei kleinere Flecke. Die Veränderungen bestehen nun meist darin, daß die drei, die Discoidalquerader entlang liegenden Flecke mehr oder minder miteinander verschmelzen. Beim hellsten mir vorliegenden Stück aus der Standfussschen Sammlung bilden diese Flecke ein fast durchlaufendes breites Grundfarbenband, zu welchem noch der untere, der von der Discoidalader einwärts liegende Fleck, dazu gestoßen ist. Beim dunkelsten Tier, das dem Normaltier in den Vorderflügeln sehr ähnelt, sind die Grundfarbenflecke alle voneinander getrennt und sehr klein. Die Hinterflügelzeichnung ähnelt der der A. caja, welche der Formel VI′ γ 5 entspricht, nur ist der Discoidalqueraderfleck in zwei Stücke zerfallen und Band F' läuft breit zum Saume aus, d. h. ist mit Band G', wenigstens vom Vorderrande bis zur Ader V verschmolzen. Beim hellsten Tier sind alle Flecke zu kleinen Punkten reduziert. Größer sind nur $F'_{1,2}$ und G'_3. Beim dunkelsten Tier läuft Band D' durch und ist durch Brücken mehrfach mit E' verbunden. Das Doppelband F' G' aber geht bis an den Hinterrand durch.

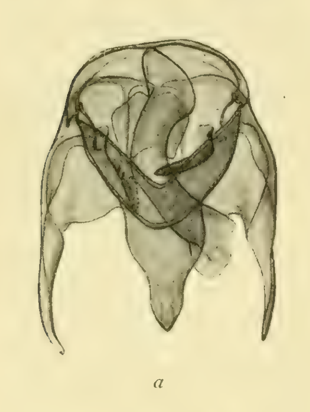
Das Abdomen ist zeichnungslos und variiert bis zur Anlage des ersten Längsstreifenstückchens, so daß die Zeichnung dann etwa der Formel 5 entspricht. Der Thorax trägt meist eine breite, nie schwindende, beim hellsten Tier aber enorm ausgedehnte Schulterblattzeichnung.

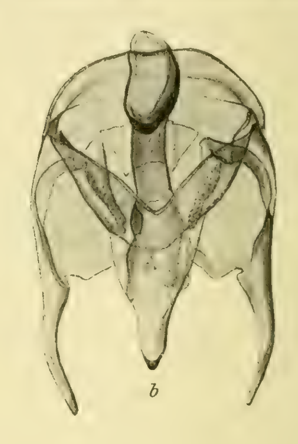
Die VGrf variiert von weiß bis crême. Der normale Fall ist aber weiß. Die VZf ist tiefschwarz. Die HGrf variiert von hell grellgelb bis zum gesättigten Gelb, etwa von $-h$ bis h. Die VZf ist schwarz aber stets ohne Gelbrand. An einem Stück ist statt dessen ein rötlicher Schimmer vorhanden.

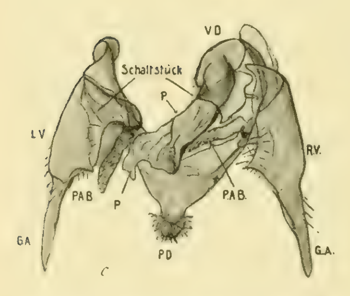
Die Schuppen von A. villica sind weitaus zarter als die der A. caja. Die Deckschuppen haben relativ selten Processus, die Grundschuppen wenige stumpfe — nur die Saumfransenschuppen haben lange schmale, aber wenig zahlreiche Processus. Wir sehen also, sowohl die Zeichnung als auch die feinere Struktur der Flügel sind der A. caja entwicklungsgeschichtlich voraus — was

wohl durch Wärmeeinfluß zu erklären wäre. Die gelbe HGrf widerspricht dem nicht, denn wir sahen auch bei dem STANDFUSSschen Wärme-A. caja gelbe HGrf auftreten.

Der Kopulationsapparat, von dem ich die Textfig. 63*a* hier beilege, ist fast noch zarter als der der A. caja und so gut wie gar nicht behaart. Er hat viel schlankere Valven mit langen Hörnern und sehr von A. caja verschiedene Penisaufhängebänder. Diese haben ihre eigentliche Funktion wahrscheinlich verloren, denn es sind zwei dicke, mit Dornen besetzte tannenzapfenartige







Textfig. 63. *a* Arctia villica L., Standfußisches Präparat. *b* A. villica L. var. Konewkai FRR., Standfußisches Präparat. *c* A. villica var. Konewkai FRR., (Fig. zu Nr. 1254). — Oc. 3, Obj. a*5, Vergr. 1 : 13.

Gebilde, welche an den Valven befestigt, den Penis selbst nicht mehr berühren. Wir haben hier also einen viel, viel schärferen anatomischen Unterschied zwischen dem Kopulationsapparat von A. villica und A. caja, als zwischen dem von A. flavia und A. caja. Während letztere beide mechanisch sich wohl kaum an der Kreuzung hindern werden (Versuche sind mir allerdings nicht bekannt), ist dieses bei der Straffheit und Größe der A. villica-Penisaufhängebänder wohl möglich.

Beine und Fühler von A. villica sind zwar kräftiger entwickelt, sind aber kaum wesentlich von denen der A. caja unterschieden.

Wir sehen also: A. villica ist recht weit von A. caja — in verwandtschaftlicher Beziehung — entfernt, zeigt aber in allem einen fortschrittlichen, wahrscheinlich einen Wärmecharakter. Es ist nun interessant, eine Variation dieser Art zu untersuchen, die mehr einem kühleren Klima angepaßt ist, ich meine die

Arctia villica var. konewkai Frr.

In Form, Größe und Geäder ist diese Variation der A. villica identisch und damit auch unserer A. caja. Anders aber in Farbe und Zeichnung. Die Zeichnung der var. konewkai ist eine der A. caja viel ähnlichere. Die W-Zeichnung auf dem Vorderflügel ist noch zu erkennen und wir haben in dieser Abart eine typische Übergangsform von Vertretern der Längsstreifung, wie A. caja, zu solchen der Fleckzeichnung, wie A. villica eine ist. Die Vorderflügelzeichnung entspricht etwa der Formel γ (1), wobei aber der Hinterrand durchweg gezeichnet ist, so daß es keine wirklich durchlaufenden Grundfarbenbänder gibt; ebenso ist am Normaltier stets eine Brücke an der Ader *III*, zwischen Fleck E_2 und F_2 vorhanden. Die Variationsbreite dieser Abart ist unter normalen Verhältnissen in bezug auf die VZ gering: nur das etwas mehr oder weniger starke Ausbreiten der Grundfarbenbinde *c* ruft eine Aufhellung resp. eine Verdunklung hervor.

Die HZ ist dem hellen Typus der A. villica HZ sehr ähnlich, nur ist, auch bei den dunkelsten Normalvarianten der var. konewkai, niemals F' und G' der ganzen Länge nach verschmolzen. Bei den hellsten Normalvarianten entspricht die HZ genau der der A. caja, welche ich mit VI' γ (4) bezeichnete.

Nun die Farben des Normaltieres: Die VGrf ist meist intensiv zitronengelb oder *wg*. Die VZf ist stets schwarz. Die HGrf von *h* aus — der Normalfärbung — zu —*h* und *h* hinüberschwankend. Die HZf endlich ist stets schwarz.

Erfreulicherweise stand mir zu den nachstehenden Untersuchungen ein relativ reiches Temperaturmaterial von Professor Standfuss zur Verfügung und diesem will ich mich nun in möglichster Kürze zuwenden.

Durch Wärme löst sich sowohl die VZ als auch die HZ noch mehr auf und die Grundfarbenbänder treten breit hervor. Standfuss selbst sagt u. a. (L. N. 101, p. 245): Werden sie . . . (die Puppen) . . . mit Wärme von + 34° C behandelt, so wird die Streifenzeichnung prägnanter und das W tritt hervor. Var. konewkai und noch mehr ihre Wärmeform ist sehr ähnlich den

A. fasciata, A. hebe und A. caja. In Sizilien tritt auch eine braune Form dieser Art auf (ab. bellieri Failla), welche sich noch mehr der A. caja nähert. Die Farben verändern sich durch Wärme gar nicht, bis auf eben diese eine Ausnahme. Durch Hitze reduziert sich die Zeichnung imens; ebenso werden auch die Farben heller und matter. Professor Standfuss' Versuche ergaben folgendes Resultat: Durch Einfluß intermittierender Hitze von + 38 ° C gingen alle Tiere zugrunde, nur ein Falter schlüpfte und zwar sehr aberrativ. Diesen habe ich auf Textfig. 24 p. 469 abgebildet.

Kältewirkung ruft wiederum Fleckzeichnung hervor, was uns beweist, daß var. konewkai wirklich aus A. villica entstanden zu denken ist und nicht umgekehrt. Denn Kälteformen stellen meist ältere Formen dar und die Kältetypen von var. konewkai sind den Normalformen von A. villica sehr ähnlich, sowohl in der Zeichnung wie auch in der Färbung. Die Frostformen weisen eine enorme Variationsbreite auf. Sie zeigen meist eine stark aufgelöste Zeichnung und helle Färbung und werden somit wieder den Hitzeformeln ähnlich. Nur ist der Prozentsatz, der dem Experiment erlegenen Tiere weit geringer, und ließe sich daraus schließen, daß var. konewkai den Frost besser als der Hitze angepaßt ist.

Die weiteren morphologischen Unterschiede der var. konewkai von der Stammart A. villica sind nur geringer Art. Der Kopulationsapparat unterscheidet sich nur durch eine schwache Behaarung der Valven, die hier auch einen stärker behaarten Wulst tragen (wie A. caja). Auch die Valvenhörner und der Penisdeckel sind behaart. Die zu tannenzapfenähnlichen Gebilden umgewandelten Aufhängebänder sind weniger plump und flacher als die analogen bei A. villica — kurz der Kopulationsapparat nähert sich in seinem Bau demjenigen der A. caja. Textfig. 63 *b* und *c* gibt eine Abbildung desselben wieder.

Fühler, Schuppen, Beine und sonst von mir untersuchte Teile des var. konewkai-Körpers zeigen keine Unterschiede von denen der A. villica, wenigstens keine so wesentlichen, daß man sie an dem einen, mir allein zum Anatomisieren zur Verfügung stehenden Tier hätte bemerken können.

Wir sehen also, daß var. konewkai in ihren wesentlichen Charakteren, namentlich in ihren Südformen, sich A. caja nähert. Die Kälteformen dagegen stehen dem Stammtypus A. villica näher. Welche Schlüsse diese Resultate hinsichtlich der Verwandtschafts-

verhältnisse gestatten, werde ich erst im nächsten Kapitel anführen.

Hier aber fassen wir den, den eben erwähnten Formen äußerlich nächststehenden Typus (allerdings in noch viel oberflächlicherer Weise) ins Auge.

Arctia fasciata Esp.

Die Form der Flügel und das Geäder dieser Art ist von A. caja gar nicht verschieden. Die Größe allerdings unterscheidet sich wesentlich: das Tier ist in beiden Geschlechtern fast immer kleiner als die kleinsten A. caja. Die Zeichnung ist noch eine typische Längsstreifung, in noch primitiverer Form als bei unserem Haupttier, insofern als auf den Vorderflügeln, die Binde *C* vollkommen durchläuft und nicht mit *D* verschmilzt. Binde *D* und *E* sind allerdings bei D_3 und E_3 und oft auch bei D_4 E_4 seitlich verwachsen, aber laufen auch ununterbrochen durch. Die anderen Bänder aber sind in Ausdehnung und Form sehr ähnlich denen der A. caja. Die Hinterflügel, meist der Formel $VI\,\gamma\,3$ entsprechend sind absolut mit denen der A. caja identisch.

Anders verhält es sich mit der Färbung. Die VGrf schwankt zwischen *w* und *wg*; die VZf ist stets tiefschwarz; die HGrf ist gelb und rings um den Saum, dort wo z. B. A. villica gegen A. caja mehr Zeichnung hat — rot, d. h. A. fasciatia führt auf den Hinterflügeln zu A. villica über, indem das rot der Hinterflügelgrundfarbe zu schwarzer Zeichnung wird, d. h. eine ontogenetisch höhere Stufe einnimmt. Die HZf von A. fasciata ist tiefschwarzbraun. Der Hinterleib ist auf jedem Pigment mit breiter Querbinde versehen, die auf den letzten Segmenten bis zur schwarzen Einfarbigkeit verschmelzen. Leider liegen mir keine Temperaturformen von A. fasciata vor. Wohl aber hat Prof. Standfuss einige Versuche mit dieser Art in bezug auf die Wirkung der Fraß- und Entwicklungszeit derselben gemacht, die für uns durchaus erwähnenswert sind, zumal zugleich die Temperatur erwähnt wurde. Er fand: bei normaler Fraßzeit der Raupe, etwa bei 150 bis 180 Tagen, in normaler Temperatur normale Tiere. Wurde die Temperatur etwas erhöht (+ 25 ° C), dafür aber die Fraßzeit gekürzt, so wurden die Tiere infolge der Steigerung der Lebenstätigkeit größer und die Färbung überall intensiver. Die Kürzung der Fraßzeit auf 142 bis 163 Tage war also vollkommen ohne Hinderung des Wachstums zu ermöglichen. Wurde jedoch die Fraßzeit auf 87 Tage reduziert, bei gleicher

Temperatur, so verkümmerten die Tiere in der Größe, nicht aber in der Färbung. Ein Nahrungseinfluß ist also nur insofern zu konstatieren, als er, falls die Nahrung unzureichend ist, verkümmernd wirkt, also indirekt zu verstehen ist.

A. fasciata ist nach alledem primitiver als alle vorherbesprochenen Individuen, sowohl in Zeichnung als in Färbung und Größe — steht aber A. villica var. konewkai und A. caja ungefähr gleich nahe.

Es folgen nun:

Arctia aulica L.

Diese Art ist der als nächsten zu besprechenden A. testudinaria sehr nahe verwandt. Sie unterscheidet sich aber wesentlich von allen bisher besprochenen Arten, sowohl in der Größe, als im Geäder, Zeichnung und Farbe. Sie bildet aber einen guten Übergang zu tieferstehenden Arten und sei deshalb kurz besprochen. Die Ausmasse dieser Art sind um ein Bedeutendes geringer als selbst die kleinsten der A. caja. Das Geäder muß nach Spuler (L. N. 94) als ein primitiveres angesprochen werden, da auf den Vorderflügeln Ader III_3 am lateralen Ende des Discoidalfeldes noch erhalten ist. Die Ader III_2 der Hinterflügel dagegen verliert sich, je mehr sie sich dem Außensaume des Flügels nähert. Die Zeichnung ist zu einer typischen Fleckzeichnung geworden, wobei die Flecke der Grundfarbe entsprechen und hat auf den Vorderflügeln wenig Ähnlichkeit mit A. caja — eher mit A. villica. Auf den Hinterflügeln ist eine gut durchgeführte Längsstreifung zu konstatieren. A. aulica ist also in bezug auf die Zeichnung vorgeschrittener als A. caja.

In der Färbung dagegen ist diese Art primitiver: VGrf = *wg — c*, VZf = *W* bis *M*, HGrf = *— h* bis gelb, HZf = *s* bis braunschwarz. Durch Kälte (Standfusssche Versuche) bildet sich auf den Vorderflügeln mehr, aber zugleich matteres Braun aus, während auf den Hinterflügeln das Gelb heller, das Schwarz intensiver wird. Durch Wärme reduziert sich das Braun der Vorderflügel, zugleich auch matter werdend. Das Gelb der Hinterflügel wird hell und die HZ wird reduziert. Die Hitzeformen führen zur nächsten Art und damit auch mehr zu A. fasciata über, indem das Braun der VZ intensiver wird, wenngleich bei geringerer Verbreitung, während die VGrf heller wird. Wenig schwarz und mittleres gelb ist das Kennzeichen der Hinterflügel der Hitzeformen. Auch in der Natur können wir diese Richtung

erkennen, denn die südlichen Typen haben schon rot auf den Hinterflügeln und sogar das Braun der Vorderflügel wird rötlich. Im Tessin kommt die Var. curialis vor, die gelbe Hinterflügel mit viel rot zeigt. Diese Variation führt uns hinüber zur

Arctia testudinaria Fourc,

welche auf den Vorderflügeln der A. aulica identisch ist und in den Hinterflügeln A. fasciata sich nähert, indem sich auf ihnen neben der schwarzen auch eine rote Zeichnung findet. Diese Art ist also durch Hitze aus A. aulica entstanden, oder jene aus dieser durch Kälteeinfluß. Der Kopulationsapparat dieser beiden Arten steht morphologisch zwischen dem der A. caja und A. villica, indem die glatten Aufhängebänder des Penis sich zuspitzen und damit sich dem „Tannenzapfenkölbchen“ nähern. Es folge nun als nächste und letzte der zu besprechenden Arctiiden-Arten

Arctia hebe L.

In Größe, Gestalt und Geäder ist diese Art unserer A. caja sehr ähnlich, in der Zeichnung bildet sie den Übergang aus primitiveren Formen zu ihr, indem wir in ihr eine wohlausgeprägte Längsstreifungsvertreterin finden, besonders in den Vorderflügeln. Bis auf die VZf, die schwarz mit grünlich schillernder Interferenzwirkung ist, sind die Farben der A. hebe denen der A. caja ähnlich: VGrf = *w*—*wg*, HGrf = + *h* bis —*z* und HZf = *s*. Versuche irgendwelcher Art mit dieser Form sind mir leider unbekannt auch habe ich mich weiter nicht näher mit ihr befassen können.

Es gibt noch eine große Zahl näher oder weiter zu A. caja stehender Arten, die schon rein äußerlich Schlüsse in verwandtschaftlicher Beziehung gestatten. Ich könnte aber aus Mangel an Zeit und Material nur oberflächliche Studien an ihnen treiben und käme durch solche nur zu äußerst unsicheren Vermutungen. Ich will mich deshalb im nächsten Kapitel nur auf folgende Arten beschränken: A. caja, A. flavia, A. fasciata, A. villica und deren var. konewkai. Andere Arten berühre ich nur soweit es nötig erscheint, bei Beurteilung spezieller Fragen, die im übernächsten Schlußkapitel aufgeworfen werden.

Damit schließe ich den beschreibenden Teil und wende mich zu dem:

Kapitel VI.

Stellung der A. caja innerhalb der ihr nächstver-verwandten Arctiiden.

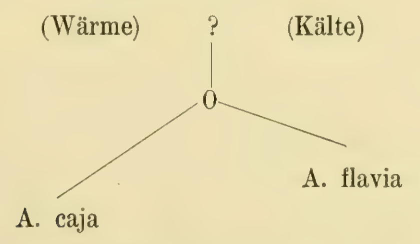
Wie ich bereits im vorigen Kapitel zu Anfang erwähnte, ist der A. caja biologisch, morphologisch und anatomisch A. flavia am nächsten verwandt, und zwar, wie ich glaube genügend nachgewiesen zu haben, derart, daß A. flavia auf einem phylogenetisch primitiveren Standpunkt stehen geblieben ist, während A. caja, sich weiter entwickelnd, einen weit höheren erreicht hat. Unsere, mit dieser Art erwähnten Temperaturversuche lassen darauf schließen, daß A. flavia eine phylogenetische Kälteform der A. caja ist, die wieder durch Wärme rückläufig gemacht werden kann. Umgekehrt läßt sich durch Kälteeinfluß, dem die A. cajapuppen ausgesetzt werden, also durch einen Einfluß, der in unserem Fall phylogenetisch ältere Typen hervorruft, eine der A. flavia sehr sich nähernde Variante erzielen. A. flavia ist in der Eiszeit isoliert gewesen (wofür auch die relative Konstanz der Art spricht) und wahrscheinlich aus dem asiatischen Zentralgebiet, etwa dem Pamir, langsam die Bergketten entlang bis in die heutige Schweiz gekommen. Wahrscheinlich sind die Arctiiden einmal ein einheitlicher Stamm gewesen, der über ganz Europa, Asien, Amerika und sogar Afrika verteilt war und erst später durch Isolation in verschieden gerichtete Abarten und endlich Arten sich heraus entwickelte. Diese Isolation mag in der Eiszeit aufgetreten sein, denn Standfuss sagt darüber in seinem Handbuch (L. N. 106, p. 298) folgendes: „Die Eiszeit zersplitterte die präglaziale Flora und Fauna der großen nördlichen Kontinente in eine Anzahl sozusagen insulärer Gebiete. In diesen überdauerte ein Teil derselben die ganze Eiszeit mit ihren verschiedenen, in vielen Gebieten sicher nachgewiesenen Intervallen. Diese Scheidung eines früher einheitlichen Faunengebietes in einzelne Teile, verbunden mit den großen klimatischen Veränderungen, welche eben gerade zur örtlichen Scheidung dieser Fauna führte, mußte nach unserer Anschauung die Bildung zahlreicher neuer Formen begünstigten.“

Vergleichen wir die beiden Tafeln 21 und 22 aus Bachmetjew (L. N. 1, Bd. II), die erstens den europäischen Kontinent zur Zeit des Tertiärs und zweitens zur Diluvialzeit darstellen, mit-

einander und denken dabei daran, daß A. flavia heute wenigstens nur in Landstrichen hoher Berge vorkommt, so sehen wir unsere Hypothese bestärkt, daß A. flavia aus dem zentralasiatischen Gebirge seinen Ursprung nimmt. Aus diesen Gebieten nach Westen hat sich ein großer Teil unserer gesamten Fauna ausgebreitet, unter ihr wohl auch die Schmetterlinge. Wie die BACHMETJEWsche Karte (Fig. 21) zeigt, war eine Ausbreitungsmöglichkeit im Tertiär eben nur nach Westen hin möglich, denn im Norden das große Binnenmeer, im Süden das Saharameer und im Osten die gewaltigen asiatischen Gebirgsmassen — verhinderten eine Ausbreitung der Falter. Zur Eiszeit allerdings schwindet das Saharameer und das russische Binnenmeer des Nordens zieht sich weit zurück. Nun konnten die Falter sich ausbreiten, in andere Klimata kommen, sich diesen anpassen und durch diese verändert werden.

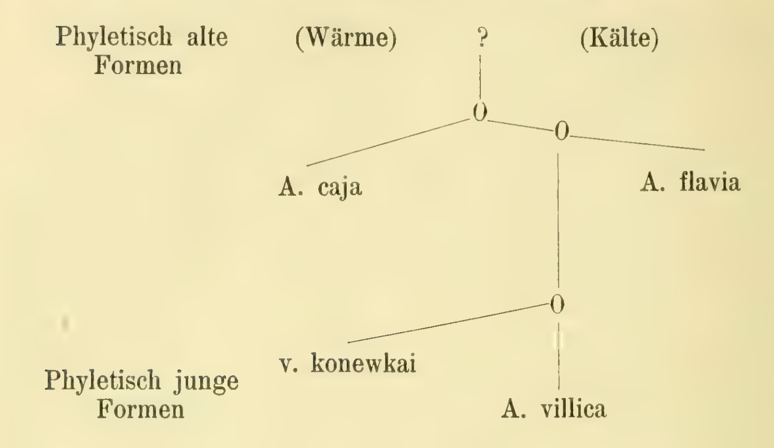
A. flavia, aus dem kalten Gebiete stammend, durch die Kälte der Eiszeit hindurch existierend, und heute nur in den Alpenländern und pontischen Bergen lebend — war nie einem ihr fremden Klima ausgesetzt, d. h. der Wärme, und hat sich deshalb kaum verändert bis heute erhalten. Dort, wo aber diese Formen in warmes Klima kamen, entstanden erst Wärmetypen und dann andere Arten. Ich meine aber auch A. flavia selbst ist nicht die direkte Stammform, sondern nur ein Abzweig dieser, welcher durch die Kälte seine Entwicklungsrichtung erhielt.

Also von irgendeiner Stammform lief ein Zweig durch die Eiszeit, der sich in mehrere Äste spaltete: Die Formen, die unter Kälte blieben, lieferten u. a. die A. flavia-Art, die die in Wärme verblieben u. a. die A. caja-Art. Also:

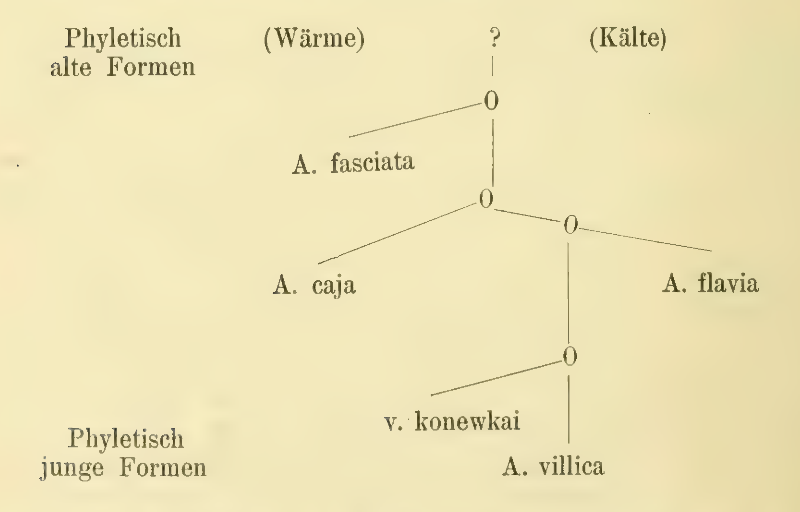


wobei A. caja aber zu höherer Entwicklung als A. flavia gelangte in all den Eigenschaften, in denen sich beide Formen ähnlich waren, während andere spezielle Eigenschaften sich auch umgekehrt verhalten konnten, wie z. B. die VZf, die Penisaufhängebänder usw.

Noch bevor die typische A. caja sich entwickeln konnte, bildeten sich zwei andere Typen. Durch Einfluß der Kälte, die aber weniger stark als bei A. flavia wirkte, entstand A. villica. Kam diese Form aber wieder in Wärme, so entstand aus ihr ein an A. caja angenäherter Typus — A. villica var. konewkai.



A. fasciata ist eine noch primitivere Form als A. caja und A. flavia, ist aber wahrscheinlich doch nicht die Form, von denen die beiden anderen herzuleiten sind, sondern eine vorher abgezweigte, durch wärmeres Klima entstandene:



Primitiver als diese, doch in ihrer verwandtschaftlichen Lage von mir nicht zu bestimmen, sind A. testudinaria, A. aulica, A. hebe

und ferner die Arctiiden: esperi, oberthüri, intercalaris (die etwa zwischen A. fasciata und A. caja zu denken wäre) und alle die, welche reine Längsstreifung und primitive Farben haben, wie z. B. A. lichenigera, proserpina usw. Vor diesen liegen dann noch nach SPULER (L. N. 96) die Syntomidae, Nolidae, Nycteolidae und Pyralidae, welche durch die Tineidae aus den Micropterygidae entstanden zu denken sind. Die Arctiiden haben fast die höchste Stufe dieses Zweiges erreicht und stehen auf ungefähr gleicher Stufe mit den Noctuidae. Aus ihnen haben sich höchstens noch die Brephidae entwickelt. Diese Verwandtschaftsreihe stellt SPULER (L. N. 96 und 94) auf Grund des Geäders fest, also eines Merkmales, welches bei einer Art fast stets konstant ist. Er kommt aber dabei zu folgender These: „Das Geäder allein zur Basis der Systematik zu machen, geht nicht an. Es muß die Struktur der Flügel stets berücksichtigt werden; ferner für die Aufstellung der Familien alles, was an morphologischen Verhältnissen bekannt ist, wobei im allgemeinen gerade die biologisch indifferenten Charaktere die wichtigsten für die Systematik sind“ (wohl weil sie durch Anpassung wenig beeinflußt und daher konstant bleiben, wie z. B. das Geäder, der Kopulationsapparat usw. KS.).

Aus diesem Grunde habe ich auch, so gut es mir die knappe Zeit und das mangelhafte Material gestattete, möglichst viele Merkmale miteinander verglichen und aus ihnen heraus die Verwandtschaftsfragen zu lösen gesucht. Überall aber ist das Geäder das sicherste Merkmal, zumal, um die Nähe der Verwandtschaft zu erkennen, wie wir es z. B. bei A. caja, flavia, villica, fasciata einerseits und A. testudinaria und aulica andererseits getan haben. In jeder dieser zwei Arctiidengruppen ist das Geäder innerhalb der Arten dieser Gruppen unverändert. Es waren diese somit nah untereinander verwandt. Die eine Gruppe hat aber ein anderes Geäder als die andere und dokumentiert dadurch eine entferntere Verwandtschaft, was außerdem auch aus der Zeichnung und Färbung zu folgern ist. W. PETERSEN (L. N. 71) sagt wörtlich: „Die Frage . . ., ob das Flügelgeäder . . . zu systematischen Zwecken zu benutzen sei oder nicht, werden wir unbedingt in bejahendem Sinne zu beantworten haben. Eine richtige Beurteilung des Geäders . . . ., wie sie vor allem von SPULER angebahnt ist (L. N. 94), führt zu denselben Resultaten, wie wir sie aus der Betrachtung durchaus heterogener Organsysteme gewonnen haben und dieses führt uns zu dem sicheren Schlusse, daß wir im Geäder überaus wichtige Merkmale für die Aufstellung

I. Vorderflügel:

II. Hinterflügel:

Normales Geäder. Aufgelöstes Geäder. Älteres Geäder. Primitivstes Lepidopt.-Geäder. Spulers hypothet. Urform des Lepidopteren-Geäders (nach Spuler).

A. caja L.-Geäder. Hypothetisches Geäder. Hepialus-Geäder (nach Spuler). Micropteryx aureatella-Geäder (nach Spuler). Hypothetische Urform. Modifiz. Hinterflügel.

Textfig. 64. Entstehung des A. caja L.-Geäders aus einer hypotetischen, früheren Form.

eines natürlichen Systems besitzen, Merkmale, die wegen der unendlich viel leichteren Untersuchung zugleich von höherem praktischen Wert sind.“

Um das phylogenetische Alter eines Geäders zu erkennen, achte man nach SPULER (L. N. 94) auf die Konzentration desselben. Wollen wir zu dem Zweck Textfig. 64 betrachten. Wir sehen an der SPULERschen hypothetischen Urform alle Adern isoliert und die Systeme wohl unterschieden, was besonders an dem ganz offenen (schraffierten Teil) Discoidalfeld zu erkennen ist. Je höher nun, d. h. je ausgebildeter das Geäder wird, desto mehr verschmelzen die einzelnen Systeme miteinander und desto abgeschlossener wird das Discoidalfeld. Beginnen einzelne Adern sich zu Falten zurückzubilden, so ist ein Tier, welches dieses Merkmal aufweist, nach SPULER ein bereits hochentwickeltes. Eine große Rückbildung der Endäste der Adern ist der höchste Grad der Entwicklung. Um ein Geäder daraufhin zu untersuchen und richtig zu beurteilen, muß man sich das System klar legen, wie ich es durch Auflösung des A. caja-Geäders zu tun versucht habe, d. h. ich habe überall da, wo ich etwa zwei Adern zusammengefallen

wußte, diese doppelt gezeichnet und dadurch die Verwandtschaft mit dem primitiveren Geäder graphisch und übersichtlich klarzulegen versucht. Daraus sehen wir, daß A. caja auch in dieser Beziehung eine hohe Stufe der Entwicklung erreicht hat. Ehe wir nun die Arbeit schließen, will ich noch einige Fragen allgemeiner Art durchsprechen und manche Theorien daraufhin untersuchen, ob sie auf unser Studientier passen, anzunehmen oder abzulehnen sind und endlich eine Erklärung der Naturvariation der A. caja zu geben suchen.

Kapitel VII.

Allgemeiner biologischer Teil und Schluß.

In bezug auf die Resultate meiner Untersuchungen im Speziellen verweise ich auf die zusammenfassenden Übersichten am Schlusse jedes Kapitels [p. 437, 483, 495, 520, 529, 537, 555, 560—562, 564 und 583.].

Im allgemeinen wäre dagegen noch folgendes zu sagen.

Die Variationsbreite der A. caja ist eine ganz enorme, sowohl nach der Seite der Aufhellung als nach der der Verdunkelung zu. Dabei streben die ♂♂ vorwiegend dem einen, die ♀♀ dem andern Pol zu. Hier nun ist es lohnend Eimers Gesetz der Orthogenese der Prüfung zu unterziehen, inwieweit es sich auf unser Material in Anwendung bringen läßt. Zu diesem Zwecke will ich zunächst das Gesetz selbst präzise erläutern.

Prof. Dr. Plate (L. N. 77, p. 383) definiert den Begriff der Orthogenese auf Grund der Angaben Eimers wie folgt: „Orthogenese ist demnach zu definieren als eine durch äußere Faktoren veranlaßte, bestimmt gerichtete Stammesentwicklung ohne Mitwirkung der Selektion“, also im Sinne einer Ektogenese. An anderer Stelle (p. 385) faßt Plate das Gesetz noch weiter; er sagt: „Orthogenesis ist eine durch äußere Faktoren veranlaßte, bestimmt gerichtete Evolution einer Art, bei der alle Individuen sich im wesentlichen verändern.“ Auch dann muß die Selektion völlig in den Hintergrund getreten sein, weil die natürliche Zuchtwahl stets mit individuellen Unterschieden arbeitet, welche fast nie „die Stufe der Selektionswertigkeit erreichen“.

Ist es nun möglich, fragen wir uns, daß A. caja in irgendeiner Weise eine bestimmte Variationsrichtung einhält — ohne Mitwirkung der Selektion?

Eine bestimmte Richtung der Variabilität ist für die einzelnen Merkmale nicht zu erkennen. Wir kommen deshalb zu der Ansicht, daß eine Selektion in bezug auf einzelne Merkmale nicht stattfindet. Und doch sahen wir zwei ausgesprochene Tendenzen der Variabilität: erstens, an den Vorderflügeln, das Streben nach Einfarbigkeit bzw. nach Zeichnungslosigkeit, und zweitens, an den Hinterflügeln, in ganz besonders ausgeprägter Weise, das Streben nach Kontrastwirkung, d. h. nach Ausbildung der Schreckzeichnung. Diese beiden Tendenzen ließen sich auch auf dem Thorax einerseits und dem Abdomen andererseits erkennen. Diese Tendenzen zur Einfarbigkeit respektive zur Kontrastwirkung sind so auffällig, daß ein selektiver Einfluß nicht geleugnet werden kann. Zu erkennen sind sie aber nur, wenn wir die Summe aller Variationen einzelner Merkmale (Zeichnung, Bänder, Flecke, Farben usw.) in ihrer Gesamtwirkung beurteilen. Diese Tendenzen werden auf die vielseitigste Art der Variabilität einzelner Merkmale erreicht, und ist deshalb die „Orthogenese", wie Th. Eimer sie auffaßt, für unseren Fall abzulehnen.

Dagegen läßt sich für diese Variationsneigungen ohne weiteres Plates Begriff der Orthoselektion anwenden, den er wie folgt definiert (p. 386):

„Ich verstehe darunter keine besondere Art der Zuchtwahl, sondern es soll damit nur eine, auf der einmal eingeschlagenen Bahn fortschreitende Wirkungsweise der Zuchtwahl bezeichnet werden. Sie gilt nur für Anpassungen und bedeutet, daß Selektion nach einer bestimmten Richtung durch Generationen hindurch die begünstigten Individuen auswählt, den Rest eliminiert, und so langsam die betreffende Anpassung „züchtet", d. h. von Stufe zu Stufe hebt."

Wir können also annehmen, daß die obigen zwei Tendenzen der Flügelzeichnungs- und Färbungsvariation, bei anhaltend ähnlichen äußeren Einflüssen, immer einer ähnlichen Selektion unterliegen, d. h. für die nächste Zukunft dieselbe Züchtungsrichtung aufweisen werden. Wir sehen aber hier, wie gesagt, deutlich eine Selektionswirkung, was Eimers „Orthogenese" widerspricht. Wir müssen aber stets eingedenk bleiben, daß andere klimatische und sonstige Lebensbedingungen, die oft spontan auftreten und heute noch nicht vorauszusehen sind, derart das Falterkleid beeinflussen können (direkt oder indirekt, selektiv), daß trotz dieser jetzt zu konstatierenden Orthoselektion der Falter eine neue, ihm günstigere Richtung einschlagen kann.

Eimer hat auch darin nicht recht, daß er sagt: Jedes Band, jeder Fleck beginnt aus einer kleinen Anlage (phylogenetisch), aus welcher es sich nur in einer bestimmt gerichteten Linie entwickelt — ohne Einfluß der Selektion. Im Gegenteil, eine Anlage hat, wie wir sahen, die Möglichkeit in ungezählten Richtungen zu variiren, und es kommt lediglich auf die äußeren oder inneren Einflußfaktoren an, die ihrerseits regellos wechseln können — welche Richtung bei Ausbildung dieser Anlage eingeschlagen wird. Da jede Anlage für sich spezifisch auf äußere Reize reagiert (vgl. die Standfussschen Temperaturtiere), so kann man sich die Mannigfaltigkeit der Reaktion eines Anlagekomplexes vorstellen. Bleibt dagegen ein Einfluß durch die Lebenszeit einer Art gleich oder behält er eine bestimmte Richtung der Abänderung bei, so können wir gewiß in diesem Sinne eine Orthoselektion erwarten.

Es fragt sich nun, ob A. caja solchen selektiven Einflüssen unterliegen kann, d. h. ob die einzelnen Merkmale oder diese, in ihrer Gesamtwirkung selektiven Wert haben. Die Antwort darauf muß lauten: Gewiß! Wenigstens was die Gesamtwirkung anbelangt; da diese aber besonders von der Farbe, fast nicht aber von der Form einzelner Merkmale abhängt [Einfarbigkeit und Kontrastwirkung], so haben auch die Einzelmerkmale in bezug auf ihre Färbung selektiven Wert.

Die Biologie der Imago von A. caja erklärt durch die Mannigfaltigkeit der guten Anpassungsmöglichkeiten, die große Variabilität derselben und nirgends bietet sich ein Angriffspunkt für die Selektion einzelner Merkmale, mit Ausnahme von deren Färbung, wie ich eben erwähnte. Das Farben- und besonders das Zeichnungsmuster erreicht, trotz enormer Variation im einzelnen, doch seinen Zweck — als Gesamtwirkung: als Schutz- und Schreckmittel. Die Selektion wirkt also nicht auf Einzelheiten, sondern regelt den Gesamteindruck. Es werden eben die Tiere bevorzugt, die durch die Vorderflügel am besten der Umgebung angepaßt sind und — die durch die Hinterflügel am besten ihre Feinde abschrecken können. Kleine Veränderungen sind also ohne Belang für das Tier. Große Veränderungen können durch Selektion, aber nur in langen Zeiträumen entstehen, die wir selbst durch künstliche Beschleunigung der Entwicklung, wie etwa durch Temperaturversuche, nicht überbrücken können und solche sind deshalb nur mit großem Vorbehalt zu deuten.

Wir können also als vorläufige These den Satz aufstellen:

A. caja ist eine Schmetterlingsart, die in einzelnen Merkmalen auf vielseitigste, richtungslose Art variiert. Die Summe aber der Einzelmerkmale ergibt einen Gesamteindruck, der dem Gesetz der Orthoselektion, nicht aber dem der Orthogenese unterliegt. Hierbei schlagen die Vorderflügel einen von den Hinterflügeln entgegengesetzten Weg ein.

Kurz bemerken will ich noch, daß ich eine sexuelle Zuchtwahl bei A. caja für ausgeschlossen halte, da die Copula zweier Individiuen äußerst wahllos, leicht und schnell vor sich geht.

Interessant ist es noch, die Gründe der Variabilität unseres Versuchstieres zu erforschen, oder besser gesagt, zuzusehen, inwieweit die Biologie der A. caja (inklusive der holomethabolen Metamorphose) Veranlassung zu der gewaltigen Variationsbreite dieses Falters geben kann. Zuvor aber noch einige Worte über die Art der Variation [verschiedener Falter] selbst:

Alle in größerer Individuenzahl untersuchten Schmetterlingsarten variieren. Nur wenige Arten, ich erinnere unter anderem an den Kosmopoliten Vanessa polychloros L., sind unter allen Klimaten fast konstant. Solche Arten hat man stabile Arten genannt. Die übrigen sind dann unter dem Namen: labile Arten zusammengefaßt worden. Mit dieser Unterscheidung hat man sich bisher begnügt. Ich möchte aber auf einen Unterschied aufmerksam machen, der sich innerhalb der labilen Arten zeigt. Die labilen Falterarten variieren in sehr verschiedenem Maße: einige in sehr engen, einige in sehr weiten Grenzen. Alle aber infolge irgendwelcher Einflüsse, unter denen die klimatischen, und besonders die der Temperaturen, die ausschlaggebensten sind. Manche Falterarten, und zwar die meisten, reagieren auf natürlichen Klimawechsel, wie er für jede noch so enge Lokalform in Betracht kommt — fast gar nicht, und nur stärkere Einflüsse rufen eine Umformung des Falterhabitus hervor. Solche Formen sind also relativ unempfindlich gegen Reize. Zu diesen gehören viele Vanessen und einige andere Tag- und Nachtfalter. Andere Arten reagieren leichter, doch ist es hierbei schwer diese gegen jene abzugrenzen, und wir wollen deshalb beide Typen schlechthin mit: sensible Formen bezeichnen. Endlich gibt es Falterarten, und dazu gehören vor allem die Arctiiden, die Papilioniden, Parnassier u. a. m., die auf jeden, noch so kleinen Einflußwechsel, auch innerhalb einer Lokalform, sofort reagieren, und zwar in

auffallender, jedem Laien sichtbaren Weise. Diese Formen will ich mit dem Namen: hypersensible Formen belegen.

A. caja gehört also unzweifelhaft zu den hypersensiblen Formen. Sehen wir nun zu, ob die Biologie dieses Falters nicht die Veranlassung zu dieser Hypersensibilität gibt.

Wir wissen, daß die Imago eines Falters durch irgendwelche Einflüsse ihr Habitus nicht mehr ändert. Alle Varianten der Imago, sofern sie nicht Erbmerkmale zeigen, rühren aber von Einflüssen her, die irgendein vorimaginales Stadium der Tiere trafen. Deshalb sind es vorwiegend die Vorimaginalstadien, die uns hier interessieren. Diese selbst sind fast unveränderlich. Soviel ich konstatieren konnte, zeigen weder das Ei, noch die Raupe, oder endlich die Puppe, eine bemerkenswerte Variabilität[1]). Mir ist unter nahezu 2000 normal erzogenen Raupen der A. caja, nur eine ganz kleine Variabilität der Raupe (an ca. 10 Tieren) aufgefallen, welche nur vor der zweiten Häutung zu sehen war. Wenn Merkmale, wie dieses — die Räupchen waren grünlich statt braun — am Anfang, und nur am Anfang der Entwicklung auftreten, um dann später, nach der zweiten Häutung verloren zu gehen, so sind sie, nach Spuler und Weismann und nach dem biogenetischen Grundgesetz, höchstens noch als Rekapitulationen aus alten (phylogenetischen) Zeiten anzusehen. Es hat also im Laufe der Zeit die Selektion wahrscheinlich dahin gewirkt, aus grünen Raupen braune zu machen. Diese Wirkungsreaktion ist aber schon lange beendet, denn sie ist nur noch an 5 ‰ aller Tiere, und zwar nur noch in den ersten onthogenetischen Stadien, zu erkennen. Außer dieser einen Variationserscheinung ist mir an allen vorimaginalen Stadien, unter natürlichen Lebensbedingungen — keine Variabilität zu Gesicht gekommen. Es sind wahrscheinlich alle Vorimaginalstadien sehr konstant, sie haben also schon lange einen hohen Grad der Anpassung erreicht. Um so merkwürdiger ist die große Variabilität der Imago, deren Ursachen wir zu ergründen versuchen wollen, zusehend, ob und welchen äußeren Einflüssen die Vorimaginalstadien dieses Tieres unterworfen sind, wenn man sie unter natürlichen Lebensbedingungen beläßt.

---

1) Bei Tagfaltern allerdings sollen, wie Bachmetjen zitiert, die letzten beiden Stadien auf Farben — in sich anpassender Weise — reagieren.

Das Ei der A. caja ist hellgrün und wird meist an Blättern abgesetzt, ist also schwer sichtbar, d. h. gut angepaßt.

Die Raupe ist polyphag. Es ist aber fast ganz allgemein festgestellt, daß die Nahrung der Raupen verändernd, weder auf das Raupen- (bei Nachtfaltern) noch auf das Falterkleid wirkt. Dagegen ist die Raupe dicht behaart und dunkel, sie wird schwer gesehen, da sie am Boden im Grase lebt und, wie SCHRÖDER (L. N. 87) nachweist, wie alle stark behaarten Raupen, nur ungern gefressen. Eine Auslese kann also schwer einsetzen, und alle Varianten haben die gleichen Chancen sich fortzuentwickeln. Ferner überwintern die Raupen, und sind damit allein schon gewaltigen Temperaturschwankungen ausgesetzt und das sensible Stadium der Puppen fällt ins Frühjahr, also in eine Zeit immens wechselnder klimatischer Faktoren. Da auch die Art des Verpuppungsortes wechselt, damit aber auch die Wirkung der Sonne, des Regens usw. — so wäre hiermit Grund genug für die enorme Variationsbreite der Imago gegeben, während andererseits, wie ich nochmals betone, die Auslese kaum einsetzen kann. Sie ist zwar am ersten Vorimaginalstadium, dem Ei, nicht zu leugnen; Einflüsse aber auf so junge Stadien der Entwicklung ziehen keine Veränderungen der Imago nach sich — wenigstens ist dergleichen noch nicht experimentell nachgewiesen.

Sehen wir nun einerseits in der Biologie der Vorimaginalstadien die gewaltige Variabilität der Imago begründet (denn Einflüsse auf die vorimaginalen Stadien, von der Intensität, wie ich sie schilderte, rufen gewiß die verschiedenartigsten Veränderungen der Imago hervor), so sehen wir andererseits, durch das Fehlen der Selektion, jede regelnde, in Variationsrichtungen zwingende Gewalt fehlen. Somit ist die Hypersensibilität, wenn auch nicht physiologisch, so doch biologisch erklärt. Denn ich nehme an, daß nur die Selektion es bewirkt, daß viele Falterarten, wie z. B. alle n u r sensible Arten, wenige Varianten besitzen oder überhaupt schwer variieren, d. h. selektiv gefestigte Merkmale führen. Physiologisch die Hypersensibilität zu erklären muß ich anderen, berufeneren überlassen.

Ein paar Worte über die Verbreitung der A. caja wären hier noch am Platz.

A. caja ist eine Art von sehr weiter geographischer Verbreitung. Trotzdem kennen wir von ihr nur eine scharf begrenzte Lokalform: var. w i s k o t t i, die wohl als typische Wärmeform

aufzufassen ist. Eine andere als selbständige Abart gezählte: var. americana hat dagegen in allen anderen Gebieten des Vorkommens der Stammart ihre Vertreter, ist also nicht eigentlich das, was man mit Lokalform bezeichnen kann. Die sogenannte Labradorform, die ich früher erwähnte, ist als Aberration aufzufassen.

Var. wiskotti allerdings beweist uns, daß eine langanhaltende, gleichgerichtete Klimawirkung eine bestimmte Form erzielen kann, wobei vielleicht auch eine Selektion mitspielt. Wir sahen, daß Temperaturen das Falterkleid beeinflussen, und wollen diese Wirkung auch hier noch einmal mit STANDFUSSschen Worten [1]) rekapitulieren:

1. Tiere aus heißen Zonen werden durch Kälte progressiv entwickelte Zukunftsformen.

2. Tiere aus kalten Zonen werden durch Kälte regressive Rückschlagsformen.

3. Tiere aus heißen Zonen werden durch Wärme regressive Rückschlagsformen.

4. Tiere aus kalten Zonen werden durch Wärme progressive Zukunftsformen.

Es wäre hiernach var. wiskotti eine realisierte Zukunftsform, da A. caja ein Tier aus kalten Zonen ist und durch Wärme var. wiskotti ergibt (vgl. STANDFUSSsche Wärmetiere).

Außer dieser einen Variation haben wir von A. caja keine weiteren, typischen Lokalformen. Eine geographische Variabilität, infolge klimatischer Reize, ist bei A. caja also sehr gering.

Nunmehr läßt sich unsere oben angeführte These weiter ausbauen. Sie lautet:

A. caja ist eine hypersensible Lepidopterenart. Die Hypersensibilität erklärt sich aus der Biologie der vorimaginalen Stadien der Art. Ihr Kleid ist allen Situationen gut angepaßt und variiert daher fast ohne selektiven Eingriff in gewaltiger Breite. Die Selektion wirkt — in Form einer Orthoselektion — nur in bezug auf die Gesamtwirkung, der im einzelnen sehr verschiedenen Merkmale. Sie begünstigt die Ausbildung einer Schutzfärbung der Vorderflügel und einer Schreckfärbung der Hinterflügel. Die geographische Variabilität der A. caja ist hingegen sehr gering.

Ehe ich nun die Arbeit schließe, möchte ich noch ein paar Worte über die EIMERsche Elfbindentheorie sagen und zusehen, wie weit dieselbe auf die Arctiiden in Anwendung zu bringen ist.

1) STANDFUSS, Prof. Dr. M., „Experimentelle zoolog. Studien" 1898.

Der daraus gezogene Schluß wird die obige These noch komplettieren und unsere Ansicht erhärten, daß A. caja eine sehr hohe Stufe der Entwicklung erreicht hat.

Th. Eimer (L. N. 10) fand, an Papilioniden arbeitend, daß die Zeichnung aller Lepidopteren sich aus einem Elfbindenschema ableiten läßt. Auf diese Ansicht mich stützend, suchte ich nun bei A. caja, die, wie ich bereits früher sagte, nur sieben Binden erkennen läßt, nachzuforschen, welche Binden etwa phylogenetisch aus mehreren zusammengesetzte seien. Unter meinen A. caja-Varianten fand ich nur eine einzige (Philipps, Köln), deren Band *E* an der Diskodialquerader der Länge nach vom Grundfarbenband durchbrochen war. Band *E* ist also ein zusammengesetztes, welches aus zwei, bei Eimer mit *V* und *VI* bezeichneten, Längsbändern entstanden ist. Bei nahverwandten Arten aber, die im übrigen primitiver als A. caja sind: A. spectabilis, Ocnogyna bellieri, gruneri, Micrarctia cervini u. a. m., fand ich neben diesem Merkmal auch noch eine Längsspaltung des Bandes *F* bei F_1 und F_2, welches sich somit auch, als ein zusammengesetztes dokumentierte, und sich nach Eimer aus den Bändern *III* und *IV* gebildet haben mag. Bei manchen Varianten dieser Arten fand ich auch eine solche Verdoppelung des Bandes *G*, welches somit aus den Eimerschen Längsbinden *I* und *II* besteht, und endlich in einem einzigen Falle, glaubte ich auch am Bande *A* eine Auflösung konstatieren zu können.

Vergleichen wir nun die Eimersche mit meiner Bandnomenklatur:

Band	*A*	entspricht	nach	Eimer	den Bändern:	*XI* + *X*
„	*B*	„	„	„	„	*IX*
„	*C*	„	„	„	„	*VIII*
„	*D*	„	„	„	„	*VII*
„	*E*	„	„	„	„	*VI* + *V*
„	*F*	„	„	„	„	*IV* + *III*
„	*G*	„	„	„	„	*II* + *I*

Also — auch die sieben A. caja-Zeichnungsbänder lassen sich auf die 11 Eimerschen zurückführen, und da alle Tiere, die mehr als sieben Bänder haben primitivere Tiere als A. caja sind, so können wir sagen:

Je mehr die Bänder seitlich miteinander verschmelzen, d. h. je kleiner die Anzahl der Längsstreifen, desto höher die Art.

A. caja ist also eine hochstehende Art.

Somit habe ich nun meine Aufgabe, die Variabilität der A. caja festzustellen und daraus ihre Stellung innerhalb der Arctiidengruppe, so gut oder so schlecht wie es ging, beendet. Alle meine Schlüsse, ausgenommen die, die sich auf anatomische Untersuchungen stützen, sind aus einem großen Material gefunden und haben daher Anspruch auf Gültigkeit. Besonderen Wert habe ich darauf gelegt zu zeigen, daß eine Orthogenese im EIMERschen Sinne in unserem Falle nicht nachweisbar ist und außerdem zu zeigen, wie vorsichtig man sein muß, bei der Präzisierung neuer Varianten und vor allem deren Benennung. Gerade in letzter Zeit wird darin viel gesündigt und die Systematik zum Hausierartikel degradiert, um unter der „Fabrikmarke des Namenschöpfers“, diesem billigen Ruhm (?!) zu verschaffen. Gottlob aber finden sich schon Leute, die scharf gegen diese Unsitte protestieren, und hoffentlich dringen sie bald durch und unterbinden diese Verirrung, in welche viele unserer „Systematiker“ verfallen sind.

Mit diesem Wunsche beschließe ich meine Arbeit.

Jena, den 4. September 1912.

Verzeichnis der benutzten Literatur[1]).

1) Bachmetjew, P., „Experimentelle entomologische Studien vom physikalisch-chemischen Standpunkt aus". I. Teil: „Temperaturverhältnisse bei Insekten". II. Teil: „Einfluß der äußeren Faktoren bei Insekten". Selbstverl. d. Verf., Sofia, Staatsdruckerei, 1907.

2) Böttcher, Ernst A., „Neue und wenig bekannte Arctiiden aus Turkestan." Entom. Zeitschr., Guben 1905/06, 1906/07.

3) Darwin, Charles, „Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl". Leipzig, Ph. Reclam jun.

4) Ders., „Die Abstammung des Menschen und die Zuchtwahl in geschlechtlicher Beziehung". Leipzig, Ph. Reclam jun.

5) Dorfmeister, G., „Über den Einfluß der Temperatur bei Erzeugung der Schmetterlingsvarietäten". Nat. Ver. f. Steiermark, Graz 1880. Verl. v. Verf.

6) Dufour, L., Diverse entomologische Arbeiten: Annal. sc. Natur, Ser. 3 u. 4. 1836—1843, 1844—1853.

7) Dunker, Georg, „Die Methode der Variationsstatistik". Arch. f. Entwicklungsmechanik d. Organ., Bd. VIII. Leipzig, W. Engelmann, 1899.

8) Eimer, Dr. G. H., „Orthogenesis der Schmetterlinge. Ein Beweis bestimmt gerichteter Entwicklung und Ohnmacht der natürlichen Zuchtwahl bei der Artbildung". Leipzig, W. Engelmann, 1897.

9) Ders., „Dasselbe". Vortrag vom 19. Sept. 1895 in Leyden. Leyden, Verl. E. Brill.

10) Ders., „Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen. Eine systematische Darstellung der Abänderungen, Abarten und Arten der Segelfalterähnlichen Formen der Gattung Papilio", Bd. I, 1889, Bd. II, 1895. Jena, G. Fischer.

1) Die in vorliegender Arbeit zitierte Literatur, die mir nicht selbst zugänglich war, wird in Form von Fußnoten an Ort und Stelle genannt.

11) EIMER, „Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens“. Jena, G. Fischer, 1888.

12) ENDERLEIN, G., „Eine einseitige Hemmungsbildung bei Telea polyphemus vom ontogenetischen Standpunkt“. Zool. Jahrb., XVI, 4. Jena 1902.

13) ENGRAMELLE, R. P. und ERNST, M., „Papillons d'Europe“. Tom. III u. IV, Pl. CXLII, 1782.

14) ESCHERICH, „Über die Gesetzmäßigkeit im Abändern der Zeichnung bei Insekten“. Deutsche Entom. Ztschr. 1902.

15) ESPER, CH., „Die Schmetterlinge in Abbildungen nach der Natur“ mit Beschreibung vonEUGENIUS JOHANN CHRISTOPH ESPER. Erlangen, Verl. Wolfgang Walthers, 1777.

16) FEDERLEY, Dr. H., „Lepidopterologische Temperaturexperimente“. Festschr. f. I. A. PALMÉN, Nr. 16.

17) FEDERLEY, Dr. H., „Dicranura vinula und ihre nordischen Rassen“. Acta soc. pro Fauna et Flora Fennica, XXXIII, Nr. 9. Helsingfors 1910.

18) FICKERT, Dr. C., Jahresb. d. Ver. f. vaterl. Naturk. in Württemberg, Stuttgart 1897; Bericht der Sitzung des Schwarzwälder Zweigvereins in Tübingen 21. XII. 1896, Bd. LIII, p. 68 u. 69.

19) FISCHER, Dr. med. E., „Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften“. Aus Allg. Zeitschr. f. Entom., 1901 Bd. VI; 1902 Bd. VII; 1903 Bd. VIII. Neudamm, Verl. Neumann,

20) Ders., „Transmutation der Schmetterlinge infolge Temperaturveränderungen“. (Experimentelle Untersuchnngen über die Phylogenese der Vanessen.) Berlin, R. Friedländer & Sohn, 1895.

21) Ders., „Neue experimentelle Untersuchungen über das Wesen und die Ursachen der Aberrationen in der Faltergruppe Vanessa“. Berlin, R. Friedländer & Sohn, 1896.

22) Ders., „Lepidopterologische Experimentalforschungen“. Teil I: Allg. Zeitschr. f. Entom., Bd. V. Teil II: „Kritische Abhandlungen über die Ursachen und das Wesen der Kältevarietäten“. Allg. Zeitschr. f. Entom., Bd. VI. Teil III: do., Bd. VIII, 1903, Nr. 12—17.

23) Ders., „Beiträge zur experimentellen Lepidopterologie“. Teil I—XII: Intern. Zeitschr. f. Entom., Bd. II—V. Neudamm 1899.

24) Ders., „Experimentelle kritische Untersuchungen über das prozentuale Auftreten der Vanessenaberrationen“. Soc. ent. 1899, Heft 22 u. 23; 1901, Heft 7 und 8.

25) FOREL, Dr. A., „Das Sinnesleben der Insekten“. München, Ernst Reinhardt, 1910.

26) FRIEDMANN, F., „Über die Pigmentbildung in den Schmetterlingsflügeln“. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., 1899, Bd. LIV, Heft 1.

27) Frinks, C., „Experimente mit erniedrigter Temperatur im Jahre 1897". Soc. ent. XIII, Nr. 5—10, 1898.

28) Ders., „Experimente mit erniedrigter Temperatur im Jahre 1898". Soc. ent. XIV, Nr. 6—9, 1899.

29) Ders., „Experimente mit erniedrigter Temperatur im Jahre 1899". Soc. ent. XV, Nr. 4—5, 1900.

30) Ders., „Temperaturverhältnisse im Jahre 1900." Nr. 3—6, 1901.

31) Ders., „Bericht über die Temperaturexperimente im Jahre 1901". XVII, Nr. 2—9, 1902.

32) Ders., „Temperaturversuche im Jahre 1902". XVIII, Nr. 1—3, 1903.

33) Ders., „Bericht über meine Temperaturversuche in den Jahren 1903—1904". XIX, Nr. 18—23, 1905.

34) Ders., „Aufhebung des sexuellen Färbungsdimorphismus durch Einwirkung abnormer Temperaturen bei Lepidopteren". Bonn.

35) Goldschmidt, R., „Einführung in die Vererbungswissenschaft". 1911, p. 22—24. Leipzig, W. Engelmann.

36) Glaser, F., „Varietätenbildung bei A. caja durch Inzucht". Berlin. Entom. Zeitschr. 1908, LIII.

37) Gross, Dr. I., „Über einige Beziehungen zwischen Vererbung und Variation". Biol. Zentralbl., Bd. XXVI, p. 395, 508 u. 545. Leipzig, Verl. Georg Thieme, 1906.

38) Gruber, M. v. u. Rüdin, E., „Fortpflanzung, Vererbung, Rassenhygiene". 2. Aufl. München, J. F. Lehmann.

39) Günther, S., „Geschichte der Naturwissenschaften". Leipzig, Philipp Reclam jun.

40) Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. I u. IV. Jena, Gustav Fischer, 1912.

41) Hasebrock, K., „Wie und was muß insbes. der Schmetterlingssammler sammeln, züchten und beobachten, um seinen Fleiß der Wissenschaft nutzbar zu machen". Hamburg.

42) Hertwig, Osk., „Allgemeine Biologie." 2. Aufl. des Lehrbuchs: Die Zelle und die Gewebe. Jena, Gustav Fischer, 1906.

43) Holland, W. I., „The Moth Book". A popular Guide to a Knowledge of the Moth of North America. Newyork Doubleday, Page & Comp., 1903.

44) Hübner, „Sammlung europäischer Schmetterlinge". Bd.: Sphinges & Bombyces, Taf. 71, 61, 30.

45) Jordan, G., „Der Gegensatz zwischen geographischen und nichtgeographischen Variationen". Leipzig, W. Engelmann, 1905.

46) Kirby, W. F., „A sinoymig Catalog of Lepidopt.-Heterocera." Berlin, Friedländer, 1892.

47) Kosminsky, Peter, „Einwirkung äußerer Einflüsse auf Schmetterlinge". Zool. Jahrb. 1909, Abt. f. Syst., Bd. XVII, Heft 4.

48) KOSMINSKI, PETER, „Weitere Untersuchungen über die Einwirkung äußerer Einflüsse auf Schmetterlinge". Zool. Jahrb. 1909, Abt. f. allg. Zool., Bd. XXX, Heft 3.

49) KRODEL, E., „Durch Einwirkung niederer Temperaturen auf die Puppenstadien erzielte Variationen von Lycaena-Arten: corydon, poda und damon, Schiff". Allgem. Zeitschr. f. Entom. 1904, Bd. IX, Nr. 3/4, 5/6, 7/8.

50) KUSNEZOW, N. I., „Zur Frage über Lichtexperimente mit Lepidopteren". Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie.

51) Ders., Zur Frage über die Bedeutung der Färbung der Hinterflügel der Catocala-Arten". Biol. Zentralbl. 1906, Bd. XXVI, p. 630. Leipzig, Georg Thieme.

52) LANG, ARNOLD, „Lehrbuch der vergleichenden Anatomie", Bd. II, p. 452. Jena, Gustav Fischer, 1889.

53) LINDEN, Gräfin M. v., „Morphologische und physiologisch-chemische Untersuchungen über die Pigmente der Lepidopteren", Bd. I: „Die gelben und roten Farbstoffe der Vanessen". Arch. f. d. ges. Physiologie der Menschen u. d. Tiere, Bd. XXVIII. Heft 1 u. 2. Bonn, E. Strauß.

54) Dies., „Der Einfluß des Stoffwechsels der Schmetterlingspuppe auf die Flügelfärbung und Zeichnung des Falters". Arch. f. Rassen- u. Gesellsch.-Biol. 1904, Jahrg. 1, Heft 6.

55) Dies., „Morphologische und physiologische Ursachen der Flügelzeichnung und -färbung der Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Schmetterlinge". Verh. d. V. Intern. Zool.-Kongr. Berlin 1901, p. 831 u. 838.

56) Dies., „Zusammenfassende Darstellung der experimentellen Ergebnisse über den Einfluß der Temperatur während der Puppenentwicklung auf die Gestaltung, Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge". Zool. Zentralbl. 1902, 9. Jahrg., Nr. 19/20.

57) Dies., „Versuche über den Einfluß äußerer Verhältnisse auf die Gestaltung der Schmetterlinge". Ill. Zeitschr. f. Enthom. 1899, Bd. IV.

58) Dies., „Le dessin des ailes des lepidoptéres". Sciences natur. zool. 1902, 8 sér., Tome XIV.

59) Dies., „Morphologische und physiologische Untersuchungen über die Pigmente der Lepidopteren". Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. XCVIII, p. 1—89.

60) Dies., „Untersuchungen über die Veränderungen der Schuppenfarben während der Puppenentwicklung von Papilio podalirius. — Die Veränderungen der Schuppenformen durch äußere Einflüsse". Biol. Zentrabl., Bd. XXVI, p. 580—600, Georg Thieme, Leipzig 1906.

61) MERRIFIELD, FREDERIC, „Report of Progress in Pedigree Mothbreeding". Transaction of the Entomological Society of London 1888.

62) Merrifield, „Incidental observations in Pedigree Mothbreeding“. Transactions of the Enthomological Society of London 1889.

63) Ders., „Systematic temperature experiments on some Lepidoptera in all Their Stage“. Transactions of the Entomological Society of London 1890.

64) Ders., „The effects of temperatur in the Pupal Stage on the Colouring of P. napi, V. atalanta etc“. Transactions of the Entomological Society of London 1893, p. 55.

65) Milliere, P., „Iconographie et description de chenilles et lepidopteres“. Tome II, Liv. 11, Pl. 53, Fig. 6 u. 7 F. Savy Paris 1864.

66) Niepelt, W., „Seltene Aberrationen von A. caja und A. villica“. Berliner Enthom. Ztschr. 1908, LIII.

67) Nüsslin, Otto, Prof. Dr., „Phylogenie und System der Borkenkäfer“. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie 1911, Verl. Dr. Chr. Schröder, Bd. VII, Heft 1—12; 1912 Bd. VIII, H. 1—3.

68) Oberthür, Études d'Entomologie: „Description d'Insectes nouveaux ou peu connus“. Tome XX, p. 60—66. Pl. 13—15. Rennes, Selbstverl., 1896.

69) Pagenstecher, Dr. A., „Die geographische Verbreitung der Schmetterlinge“. Jena, Gustav Fischer, 1809.

70) Peter, Karl, „Neue experimentelle Untersuchungen über die Größe der Variabilität und ihre biologische Bedeutung“. Arch. f. Entw. Mech. d. Organismen, Bd. XXXI, Heft 4. Leipzig, W. Engelmann.

71) Petersen, W., „Beiträge zur Morphologie der Lepidopteren“. Mémoires de l'Acad, Imp. des sciences de St. Pétersbourg, 1900, T. IX, Nr. 6, Série VIII.

72) Philipps, Dr. F., „Über Gaswirkung auf Puppen“. Entom. Zeitschr., Jahrg. VIII. Guben.

73) Piepers, M. C., „The Evolution of Colour in Lepidoptera.“ Leyd. Mus. XII, 1899.

74) Ders., „Die Farbenevolution (Phylogenie der Farben) bei den Pieriden.“ Nederlandsche Dierkundige Vereenigung (2), Deel V. Leyden, Brill, 1898.

75) Pictet, Arnold, „Des Variations des Papillons provenant des changements d'alimentation de leur chenilles et de l'humidité.“ VI Congr. International Zoolog. C. R. Se'anc., 1904, p. 498—508.

76) Ders., „Sur le dévelopment aérien des ailes des Lepidoptéres“. Arch. sc. phys. et nat., T. VII, Nr. 3. Genève 1899.

77) Plate, Prof. Dr. Ludwig, „Selections-Prinzip und Probleme der Artbildung“. 3. Aufl. Leipzig, W. Engelmann, 1908.

78) Poulton, B., „Experimenteller Beweis, daß Farben gewisser Schmetterlingslarven wesentlich von umgewandelten Pflanzenpigmenten, die der Nahrung entstammen, herrühren.“ Proceed. Royal. Soc. 1894, Vol. LIV.

79) Prochnow, Oskar, „Über die Färbung der Lepidopteren". Ein Beitrag zur Deszendenztheorie. Entom. Zeitschr. 1906, Jahrg. XX, Nr. 1.

80) Roepke, Walter, „Ergebnisse anatomischer Untersuchungen am Standfussschen Lepidopteren-Bastarden". Jena, Gustav Fischer, 1908.

81) Rosa, Daniele, „E Lamarkismo". Bulletino della societa entomologica italiana, XLIII, p. 39.

82) Ders., „Die progressive Reduktion der Variabilität und ihre Beziehung zum Aussterben und Entstehen der Art". Turin, Clausen, 1899.

83) Schallmayer, Dr. W., „Vererbung und Auslese". 2. Aufl. Jena, Gustav Fischer, 1912.

84) Schenk, Dr. Otto, „Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren, mit besonderer Berücksichtigung der sexuellen Unterschiede". Zool. Jahrb., Abt. f. Anatomie, Bd. XVII, Heft 3, p. 573. Jena, Gustav Fischer, 1903.

85) Schröder, Dr. Chr., „Die Zeichnungsvariabilität von Abraxas grossulariata L.", gleichzeitig ein Beitrag zur Deszendenztheorie. Allg. Zeitschr. f. Entom. 1903, Bd. VIII.

86) Ders., „Die Variabilität von Adalia bipunctata L.," gleichzeitig ein Beitrag zur Deszendenztheorie. Allg. Zeitschr. f. Entom., 1901/02, Bd. VI und VII.

87) Ders., „Die Entwicklung der Raupenzeichnung und Abhängigkeit von der Farbe der Umgebung". Berlin, Friedländer & Sohn, 1894.

88) Ders., „Kritik der von Herrn Dr. E. Fischer (Zürich) aus seinen — ,,Lepidopterologischen Experimental-Forschungen" — gezogenen Schlüssen auf Grund einer neuen Erklärung des Wesens derselben". Allg. Zeitschr. f. Entom. 1903, Bd. VIII. Neudamm.

89) Ders., ,,Zur Tatsache der Schutzfärbung". Allg. Zeitschr. f. Entom., Bd, I, p. 567.

90) Ders., „Experimentaluntersuchungen bei den Schmetterlingen und deren Entwicklungszuständen" III. Wochenschr. f. Entom. 1896, Bd. I, p. 181—184.

91) Ders., „Das Anpassungsvermögen der Raupen an ihre Futterpflanzen". Insektenbörse 1895, p. 59—61.

92) Seitz, Dr. A., „Paläarkten". Bd. I, Lief. 70, p. 98.

93) Spengel, Dr. I. W., „Über einige Aberrationen von Papilio machaon". Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Separatum 1899. Jena, Gustav Fischer.

94) Spuler, Dr. A., „Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders der Schmetterlinge". Separatabdruck aus Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LIII, Heft 4. Leipzig, W. Engelmann, 1892.

95) Spuler, Dr. A., „Diskussion zu M. Gräfin v. Lindens: Morphologische und physiologische Ursachen der Flügelzeichnung und -färbung der Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Schmetterlinge“. Verh. V. Intern. Zool.-Kongr., Berlin 1901.

96) Ders., „Die Schmetterlinge Europas“. Bd. I u. II. Stuttgart, Verl. E. Schweizerbart, 1908.

97) Ders., „Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues und der Phylogenie der Flügelbedeckung der Schmetterlinge.“ Zool. Jahrb., Abt. f. Anatom., Bd. VIII. Jena, Gustav Fischer, 1895.

98) Standfuss, Dr. M., „Experimentelle zoologische Studien mit Lepidopteren“. Zürich, Zürcher u. Furrer, 1898.

99) Ders., „Die Umgestaltung der Schmetterlinge durch Temperaturexperimente“. Meyers großes Konversationslexikon, Bd. XXI, 6. Aufl.

100) Ders., „Zur Frage der Gestaltung und Vererbung“. Separatum nach dem Vortrage in der Züricher Naturforschenden Gesellschaft am 13. Januar 1902. Zürich, H. Grapentien, 1905.

101) Ders., 1. „Beispiele von Schutz- und Trutzfärbung“, 2. „Arctia villica L, und deren var. konewkai Fr.“ Mitt. d. schweiz. entom. Ges., Bd. XI, Heft 1 u. 10, p. 155 u. 245. Bern, Verl. Körber, 1903 u. 1909.

102) Ders., „Zur Frage der Gestaltung und Vererbung auf Grund 28jähriger Experimente“ (vgl. 104). Leipzig, Frankenstein & Wagner, 1902.

103) Ders., „Über die Gründe der Variation und Aberration des Falterstadiums bei den Schmetterlingen mit Ausblicken auf die Entstehung der Arten“. Leipzig, Frankenstein & Wagner, 1894 und Entom. Zeitschr., Guben Nr. 20, 1895.

104) Ders., „Die Resultate 30jähriger Experimente mit Bezug auf Artenbildung und Umgestaltung in der Tierwelt“. Verh. d. schweiz. Naturforschenden Gesellschatf. Luzern 1905.

105) Ders., „Der Einfluß der Umgebung auf die äußere Erscheinung der Insekten“. Leipzig, Insektenbörse; Frankenstein & Wagner, 1904.

106) Ders., „Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge für Forscher und Sammler“. 2. Aufl. Jena, Gustav Fischer.

107) Ders., „Zur Frage der Unterscheidung der Arten bei Insekten.“ Sonderabdruck der Entom. Zeitschr. Guben, H. Scholz, 1903.

108) Ders., „Gesamtbild der bis Ende 1898 an Lepidopteren vorgenommenen Temperatur- und Hybridationsexperimente.“ Insektenbörse, Jahrg. XVI, Heft 1—12, p. 2—68.

109) Steinmann, Dr. Gustav, „Einführung in die Paläontologie“. 2. Aufl. Leipzig, W. Engelmann, 1907.

110) Staudinger u. Rebel, „Katalog der Lepidopteren des paläarktischen Faunengebietes“. Berlin, Friedländer & Sohn, 1904.

111) „The Naturalist's Journal and Naturalist's Guide". The monthly Organ of the Öconomie and Eductional Museum, Huddersfield. Edition S. L. Mosley F. E. S. 1896, Vol. V u. VI.

112) Urech. F., „Beiträge zur Kenntnis der Farbe von Insektenschuppen". Zeitschr. f. wiss. Zool., 1894, Bd. LVII.

113) Ders., „Beobachtungen über die verschiedenen Schuppenfarben und die seitliche Sukzession ihres Auftretens auf den Puppenflügelchen von Van. urticae und Van. io." Zool. Anz. 1891, Nr. 380.

114) Vries, de, „Die Mutationen und die Mutationsperioden bei der Entstehung der Arten". Leipzig 1901.

115) Bemelen, van, „Über die Entstehung der Farben und Adern auf den Schmetterlingsflügeln". Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereenigung, 2. Serie, Deel II, Aplevering 4.

116) Weismann, August, „Vorträge über Deszendenztheorie, gehalten an der Universität Freiburg i. Br." Jena, Gustav Fischer, 1902.

117) Ders., „Über den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge". Leipzig, W. Engelmann, 1895.

118) Ders., „Neue Versuche zum Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge". Zool. Jahrb. 1895, Abt. f. Syst., Bd. VIII.

119) Wiedersheim, „Grundriß der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere". 6. Aufl. Jena, Gustav Fischer, 1906.

120) Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. XXI: „Beobachtungen über die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei Lepidopteren".

121) Ziegler, Dr. H., „Die Vererbungslehre in der Biologie". Jena, Gustav Fischer, 1905.

Erklärung der Tafelabbildungen.

Tafel XVIII.

Schematische Sonderung aller A. caja-Falter in bezug auf Farbennuancen.

Tafel XIX.

Wiedergabe einer Reihe von Freiland-Varietäten und Aberrationen von A. caja L.

Tafel XX.

Pilzsche Sammlung: Tabelle der Vorderflügel-Oberseite mit eingetragenen Formeln der Hinterflügel-Oberseite, nebst Stückzahlangabe und Geschlecht.

Tafel XXI.

Pilzsche Sammlung: Tabelle der Hinterflügel-Oberseite mit eingetragenen Formeln der Vorderflügel-Oberseite nebst Stückzahlangabe und Geschlechtsbestimmung.

Tafel XXII.

Tabelle der Vorderflügelformeln mit eingetragenen Leibformeln, Geschlecht und Stückzahl aller Arctia caja L.

Tafel XXIII.

Tabelle der Hinterflügelformeln mit eingetragenen Leibformeln, Geschlecht und Stückzahl aller Arctia caja L.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT ZU JENA

FÜNFZIGSTER BAND

NEUE FOLGE, DREIUNDVIERZIGSTER BAND

VIERTES HEFT

MIT 184 FIGUREN IM TEXT UND 5 TAFELN

Inhalt:

PREIS: 25 MARK



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1913

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.
Ausgegeben am 29. November 1913.

Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues der Cladoceren (Daphnia magna).

Von

Kurt Klotzsche, Dresden.

Mit Tafel XXIV und 42 Figuren im Text.

Einleitung.

Vorliegende Arbeit wurde mir im Sommer 1909 von Professor Woltereck übertragen. Sie sollte im speziellen der Untersuchung des sog. Nebenauges der Cladoceren gewidmet sein. Der Plan war ursprünglich folgender: Es sollten vergleichend-anatomische Studien an verschiedenen Formen wie Daphnia, Simocephalus, Monospilus u. a. angestellt werden. Um nun außer den extremen Typen (hinsichtlich des Nebenauges) möglichst viele andere zur Beurteilung dieses so viel besprochenen Organs heranziehen zu können, weilte ich studienhalber ca. 6 Wochen in Hirschberg i. B., von wo ich denn auch ein reiches Material mitbrachte. Bei den nun folgenden Untersuchungen im Zoologischen Institut der Universität Leipzig stellten sich zunächst sehr störende Momente technischer Natur ein. Auf den ersten Schnittserien war das Nebenauge dauernd ausgesprungen. Schließlich erhielt ich aber doch brauchbare Schnitte, wenigstens von Daphnia magna; denn hier ist entsprechend der Größe des Tieres auch das Nebenauge räumlich gut entwickelt, während bei den äußerst kleinen Formen wie Monospilus (ich hatte nur wenige zur Verfügung) keine brauchbaren Schnitte erzielt wurden. Indem ich nunmehr mein ganzes Bemühen darauf richtete, von Daphnia magna möglichst viele und gute Schnitte zum Vergleiche zu erhalten, kam mir an der Hand vortrefflicher lückenloser Schnittserien der Gedanke, tunlichst das ganze Tier auszunützen. So lasse ich denn im folgenden die Ergebnisse, zu denen ich im Verlaufe von fast 3 Jahren gekommen bin, organologisch geordnet folgen. Leider kann ich aus äußeren Gründen nicht alles bringen, was ursprünglich beabsichtigt war. Ich gedenke, dies später einmal nachtragen zu können.

An dieser Stelle möchte ich aber nicht unterlassen, denen meinen Dank abzustatten, die meine Arbeit in irgend einer Weise fördern halfen. Ganz besonders fühle ich mich den Herren Geheimrat CHUN und Professor WOLTERECK zu innigem Danke verbunden. Ebenso zu großem Danke verpflichtet halte ich mich Herrn Dr. V. H. LANGHANS (Prag), der mich in liebenswürdigster Weise in die Kenntnis der artenreichen Cladocerenfauna einführte.

Material und Technik.

Das Material, welches mir zur Verfügung stand, stammte größtenteils aus Hirschberg i. B., während die zur definitiven Bearbeitung gekommene Daphnia magna der Leipziger Gegend entnommen ist. Monospilus erhielt ich aus Berlin (Paarsteiner See) durch gütige Vermittlung von Dr. F. E. RÜHE.

Konservierung: Konserviert wurde mit 1. Formol, 2. Formol-Alkohol-Essigsäure, 3. konzentriertem Sublimat (heiß), 4. konzentriertem Sublimat + 5 proz. Essigsäure, 5. starker oder schwacher FLEMMINGscher Lösung, 6. absolutem Alkohol. 1., 2. und 5. gaben meist sehr minderwertige Resultate, ganz besonders 5. Ausgezeichnet dagegen waren 3. und 6. Die Kombination unter 4. erwies sich nicht so vorteilhaft wie 3. Konzentriertes Sublimat hat nur den Nachteil, daß man eventuell mit Jodlösung ausziehen muß, während absoluter Alkohol das allereinfachste Verfahren darstellt, weil man direkt zu Benzol übergehen kann.

Was die Verwendung von Nelkenöl-Kollodium anbelangt, so kann ich sie für derartige zarte Organismen, wie es Cladoceren sind, nur empfehlen. Abgesehen von der Möglichkeit, ganz kleine Objekte damit gut orientieren zu können, bietet diese Mischung den Vorteil, dem ganzen Organismus eine gewisse Geschmeidigkeit zu verleihen, die beim Schneiden chitinisierter Teile sehr zustatten kommt. Die Anwendung von Seifenspiritus erwies sich hierbei als nicht brauchbar. Offenbar eignet er sich mehr für stärker chitinisierte Teile, wie z. B. bei Coleopteren.

Ich rekapituliere in Kürze die beste Methode: 1. Konservieren mit Sublimat (heiß) oder absolutem Alkohol, 2. 100 proz. Alkohol + Nelkenöl (allmählich zusetzen) (1 Tag), 3. reines Nelkenöl (1 Tag), 4. Nelkenöl + Kollodium 1:1 (1 Tag), 5. Nelkenöl + Kollodium 1:2 (1 Tag), 6. Orientieren auf Glasschnitten und in Xylol oder Chloroform (1 Tag), 7. Einbetten in Paraffin.

Schneiden: Es wurden möglichst viel Schnittserien hergestellt, und zwar als Längsschnitte (sagittal), Horizontalschnitte (frontal) und Querschnitte (transversal). Die Dicke der Schnitte betrug fast stets 5 μ. Nur für Rekonstruktionszwecke habe ich 10 μ-Serien angefertigt.

Färbung: Im allgemeinen habe ich einfache Färbung (Heidenhain oder Hämalaun) bevorzugt. Doppelfärbung versuchte ich mit Hämatoxylin Ehrlich und Kongorot.

Anmerkung zu Heidenhain: 1 Tag Beize — 1 Tag Heidenhain — nach Differenzieren 2 Tage gewässert.

Zur Entpigmentierung benutzte ich ein Gemisch von 70 proz. Alkohol (100 Teile), Glyzerin (50 Teile) und 6 proz. Salpetersäure (9 Teile).

Zur Vitalfärbung verwandte ich Neutralrot, Methylenblau und Alizarin, letzteres ohne jedes Ergebnis.

Das Wachsmodell wurde nach einer vollständigen Serie von Frontalschnitten (10 μ) angefertigt nach der von Strasser-Born angegebenen Methode. Die zeichnerische Darstellung unter Zuhilfenahme photographischer Aufnahmen ausgeführt.

Es erübrigt sich noch, am Schlusse dieses Kapitels darauf hinzuweisen, daß es schwierig ist, für die Mikrotomtechnik allgemein gültige Regeln aufzustellen. Die Verschiedenheit der Tiere im besonderen und äußere Ursachen können bei Herstellung möglichst dünner Schnitte sehr ins Gewicht fallen.

Das Nebenauge.

Literatur: Schäffer 1755. — O. F. Müller 1785. — H. E. Straus 1819/20. — Schödler 1846. — Zenker 1851. — Leydig 1860. — Bronn-Gerstäcker 1866—79. — Weismann 1874. — Claus 1876. — Grobben 1879. — Claus 1891. — Samassa 1891. — Lilljeborg 1900. — Hesse 1901/02. — Cunnington 1903. — Fischel 1908. — Zograf (?).

Synonyma: Das Nebenauge der Cladoceren hat in der Literatur folgende Bezeichnungen:

schwarzer Punkt,
schwarzer Fleck,
Augenfleck,
Pigmentfleck,
schwarzer Gehirnfleck,
unbeweglicher schwarzer Fleck,
Augenpunkt,
einfaches Auge,
Stirnauge,
Naupliusauge,
Medianauge,
unpaares Auge,
Ocellus,
Urauge.

Historisches: Aus den mannigfachen Ausdrücken, deren sich die Autoren für das Nebenauge bedienen, dürfte schon ersichtlich sein, welche vielfache Untersuchung jenes Organ erfahren hat. Eins fällt dabei auf, nämlich die überwiegende Bezeichnung als Auge. Lassen wir nun im folgenden die Autoren, die sich nebenbei oder im speziellen damit befaßt haben, kurz Revue passieren.

Von den ältesten Arbeiten, die uns von der ersten Bekanntschaft mit den „Wasserflöhen" berichten, sind die von Swammerdam (33) und Redi (24) zu nennen. Aber keiner von beiden hat des Nebenauges Erwähnung getan oder wenigstens in Abbildungen darauf hingewiesen. Die ersten Angaben über das Nebenauge finden wir erst bei Schäffer (28) in seinen „geschwänzten und ungeschwänzten zackigen Wasserflöhen" vom Jahre 1755. Er bildet dasselbe sowohl auf seinen bunten Tafeln mit ab, als auch sucht er bereits nach einer Deutung des „schwarzen und beständigen Fleckens", wie er sich ausdrückt. Er vermutet eine Art kleiner Augen vor sich zu haben, wie sie an Erdinsekten bekannt seien. Genau 30 Jahre später trat O. F. Müller (22) mit seinem bekannten Werk „Entomostraka seu insecta testacea" an die Öffentlichkeit. Er muß als derjenige Beobachter gelten, der dieses bisher kaum gekannte Gebilde eingehender studiert. Wie ich gleich bemerken möchte, hat er es in bestimmterer Weise als Schäffer als Sehorgan gedeutet. Auf seinen Abbildungen ist das Nebenauge natürlich nur durch einen Punkt angedeutet. Auffällig erscheint es allerdings, daß er gerade bei seiner Daphnia pennata (heute pulex) und Daphnia sima (heute Simocephalus) keines mit einzeichnet, da diese Tiere doch besondere Größe besitzen. Um das Jahr 1820 tritt H. E. Straus (32) mit einer größeren Abhandlung, betitelt „Mémoire sur les Daphnia, de la classe des crustacés" auf den Plan. Er glaubt, die Deutung des Nebenauges (le point noir) als Gesichtsorgan widerlegen zu müssen. Desgleichen gelangten Jurine[1]) und etwas später Baird[1]) in ihren Untersuchungen übereinstimmend zu der Überzeugung, daß jenes dunkle Körperchen (la tache noire immobile und the black spot) kein Auge sein könne, ohne jedoch ermitteln zu können, welche andere Funktion ihm zuzusprechen sei.

1846 erschien von Schödler (30) die Abhandlung: „Über Acanthocercus rigidus." Er schreibt über das Nebenauge u. a. folgendes: „Den Sinnesorganen ist ohne Zweifel der unbewegliche schwarze Fleck zuzuzählen." Aber merkwürdigerweise glaubt

1) Nach Schödler 1846.

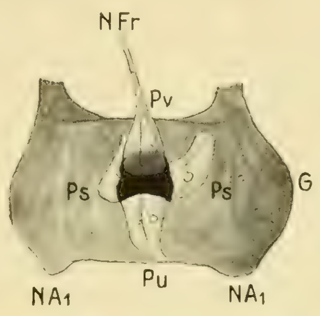
er aus dessen Strukturverhältnissen und seiner Lage auf ein Gehörorgan schließen zu dürfen. Schon etwas eingehender behandelt ZENKER (36) in seinen „Physiologischen Bemerkungen über die Daphniden" den „rätselhaften schwarzen Fleck", wie es bei ihm heißt. Er bemerkt zunächst ganz richtig den Mangel an Kristalllinsen; hebt hervor, daß das Nebenauge unmittelbar auf dem Gehirn sitzt oder wenigstens überall nur durch einen sehr kurzen Nerven von diesem getrennt sei. Bei erwachsenen Tieren hält Verfasser das Organ für funktionslos, dagegen läßt er diese Frage beim Embryo offen, fügt aber ergänzend hinzu, daß es hier schon lange vor Bildung der Augen entstanden sein muß. In seiner berühmten „Naturgeschichte der Daphniden" äußert LEYDIG (19) wörtlich folgendes über das Nebenauge: „Der fragliche schwarze Fleck liegt immer einem eigenen Fortsatz des Gehirns auf, welcher unpaar ist und von jener die beiden Hirnlappen trennenden Furche abgeht." Das Nebenauge als solches hält er für rudimentär. Die Anwesenheit von Kristallkegeln ist ihm feststehende Tatsache. Im übrigen stellt er den Gehirnfleck mit den Nebenaugen der Insekten in eine Linie. In den „Klassen und Ordnungen des Tierreiches" von BRONN-GERSTÄCKER (1) findet man unter der Abteilung Arthropoden (S. 913) folgende Notizen: „In der großen Mehrzahl der Fälle ist jedoch auch in dieser Familie (Cladoceren) das Stirnauge kein eigentliches Gesichtsorgan mehr, sondern auf eine Pigmentanhäufung beschränkt, welche einer besonderen Abschnürung des Gehirnganglions aufsitzt. Seine morphologische Bedeutung als Auge ist jedoch bei den Cladoceren um so weniger zweifelhaft, als in vereinzelten Fällen sich wirklich noch lichtbrechende Körper in der Pigmentanhäufung nachweisen lassen." Von WEISMANN (34) möchte ich aus seiner vortrefflichen Arbeit über Leptodora nur eine kleine Bemerkung hier mit einflechten. Er erwähnt, daß bei der Frühlingsgeneration (von Leptodora) das Naupliusauge mit in das ausgewachsene Tier herübergenommen wird. Für CLAUS (3) steht ebenfalls die Anwesenheit von Linsen im Nebenauge fest, was man am bestimmtesten bei jungen Tieren konstatieren könne. Von GROBBEN (10) will ich nur die Angabe herausgreifen, daß bei Moina rectirostris das Nebenauge zeitlebens vorkommt, aber nur in rudimentärem Zustande. Um rein historisch vorzugehen, muß ich an dieser Stelle nochmals CLAUS (4 u. 5) zitieren und zwar handelt es sich hier um seine eigentlichen Augenarbeiten (1891). Auf seinen Tafeln bringt er unter anderem eine Sagittal- und eine Querschnittsansicht des Medianauges von Daphnia pulex. Er zeichnet

einen vorderen Augenbecher mit dem sog. Frontalorgan und zwei seitliche, aber wohlgemerkt unten am Gehirn und oben, — was ich gleich hier vorausschicken möchte — wo in Wirklichkeit die beiden seitlichen Becher innerviert werden, bildet er einen stielförmigen medianen Zapfen ab! Allein er selbst erkannte seinen Irrtum, indem er in seiner zweiten Abhandlung desselben Jahres („Über den feineren Bau des Medianauges der Crustaceen") ausdrücklich seine erste Beschreibung zurückzieht und eine im allgemeinen gültige abgibt. Betonen möchte ich allerdings, daß er auch hier nur drei Augenbecher aufzählt. Seiner Funktion nach glaubt er das Medianauge für ein Richtungsauge ansprechen zu müssen, im übrigen hält er es bei Cladoceren für ein rückgebildetes Organ. Für Sida crystallina und Simocephalus macht Samassa (27) einige Angaben: Bei Sida liegt das Nebenauge als ovaler Pigmentfleck der Punktsubstanz des Gehirns auf. Simocephalus zeigt eigentümliche Verhältnisse. Es geht von der Mitte des Gehirns ein schmaler Streifen vom Pigment aus, der schließlich zu einem kolbenförmigen Gebilde anschwillt, welchem zwei Kristallkörper eingelagert sind. Lilljeborg (20) sagt in seiner systematischen Einteilung unter Daphnia magna nur, daß der Augenfleck sehr klein sei.

Wohl die eingehendsten Untersuchungen über diese unscheinbaren Augengebilde hat Hesse (13, 14, 15) in seinen systematisch gehaltenen Abhandlungen angestellt. Ich werde weiter unten noch des öfteren auf ihn zurückkommen; will hier nur einen kurzen Auszug geben. In der Anordnung der Elemente konstatiert er Übereinstimmung mit den Augen der Tricladen (Strudelwürmer). Er selbst hat Studien an Copepoden (Eucalanus, Calanus) und an Branchipus angestellt und zwar hinsichtlich der lichtrezipierenden Teile. Sein Ergebnis ist, Stiftchensäume nachgewiesen zu haben. Nach Hesse ist das Medianauge nichts anderes als das beim erwachsenen Tier oft fortbestehende Auge des Nauplius, das eine Erbschaft von wahrscheinlich plathelminthenartigen Vorfahren darstellt.

Was Cunnington (7) in seinen „Studien an einer Daphnide (Simocephalus)" über das Nebenauge berichtet, ist ziemlich identisch mit den Befunden Samassas; jedoch konstatiert er unten an der Anschwellung des Auges auch eine Verbreiterung der Nerven in vier Zellen mit deutlichen Nuclei, was ich besonders betonen möchte. Seitliche Nerven vermutet er allerdings nur. Funktionsfähigkeit spricht er dem Organ für erwachsene Tiere ab. Schließ-

lich seien noch einige Notizen FISCHELS(9) hinzugefügt. Er unterscheidet am Nebenauge eine zentrale Partie (Pigment) und eine peripherische, Ganglienzellen führende Zone. In letzterer unterscheidet sich nach ihm die Granulierung wesentlich von jener des zentralen Nervensystems. Sie besteht aus einigen wenigen, aber großen Granulis, die sich in der Nähe des Pigmentes befinden.

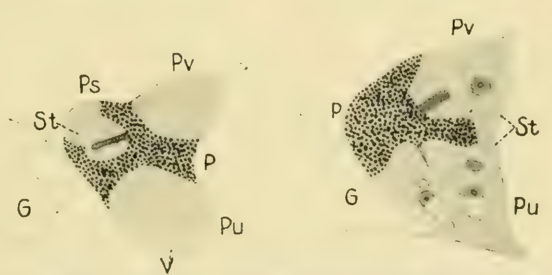


Von der Seite gesehen. Von vorn gesehen.

Textfig. 1 und 2. Das Nebenauge plastisch dargestellt.

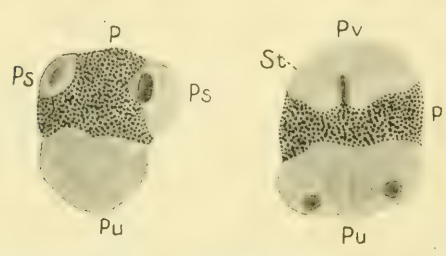
Soviel über die Ergebnisse der bisherigen Untersuchungen.

Eigene Befunde: Wenn man das Nebenauge einer Daphnia magna durch das Mikroskop betrachtet, so weist es schon bei schwächerer Vergrößerung jene Gestalt auf, die CLAUS als dreilappiges oder kleeblattförmiges Gebilde zu bezeichnen pflegt (Textfig. 1). Wir können daran einen vorderen, seitlichen und unteren „Lappen“ unterscheiden. CLAUS hat nun richtig erkannt, daß der seitliche Lappen doppelt vorhanden ist. Allein während er den vorderen und die beiden seitlichen als Augenbecher bezeichnet, ist ihm die wahre Natur des unteren Lappens völlig entgangen. Er benennt ihn als sog. stielförmigen medianen Zapfen. Zur besseren Orientierung für die nun folgenden Schnittbilder verweise ich auf Textfig. 1 und 2, welche das Nebenauge in Profil- und Frontalansicht (schematisch) darstellen. Wir betrachten zunächst Sagittalschnitte (Textfig. 3 und 4). Man kann hieraus



Textfig. 3 und 4. Das Nebenauge in Sagittalschnitt. Leitz Ok. 3, Obj. 7.

schon erkennen, daß jener untere Zapfen seinem allgemeinen Habitus nach sich nicht wesentlich von den übrigen unterscheidet. Er bildet, wie ich gleich vorausschicken möchte, ebenfalls einen Augenbecher. Mit anderen Worten: das Nebenauge der Daphnia besteht aus vier Augenbechern. Um Mißverständnisse auszuschließen, möchte ich bemerken, daß ich im folgenden unter „Becher“ nur das Pigment verstanden wissen will, während Claus den ganzen „Lappen“, d. h. Pigment + Sinneszellen damit bezeichnet. Zu weiterem Verständnis möchte ich ferner auf die übrigen Figuren verweisen. Textfig. 5 und 6 stellen Frontalschnitte dar, Textfig. 7—9 Transversalschnitte. Wie aus den schematischen Rekonstruktionsbildern (Textfig. 1 und 2) ersichtlich ist, legen sich die vier Augenbecher mit ihren Konvexseiten aneinander und zwar völlig dicht geschlossen, wie auf entsprechenden Schnitten ersichtlich ist. Diese Becher sind es, welche den eigentlichen Pigmentfleck darstellen und demnach das markanteste an den meisten Nebenaugen sind. Über die Histologie des Pigmentes kann ich leider nichts berichten, so daß es dahingestellt bleiben muß, ob es in besonderen Pigmentzellen gelegen ist oder ob es eine Ausscheidung der Sinneszellen repräsentiert.

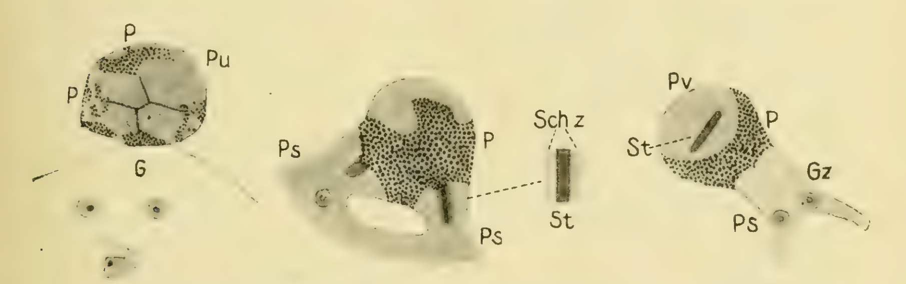


Textfig. 5 und 6. Das Nebenauge in Frontalschnitt. Leitz Ok. 3, Obj. 7.

In diese Becher nun ragen von außen her Sinneszellen hinein und lagern dem Pigment auf, etwa in der Art wie eine Eichel in ihrem Becher steckt. Einen derartigen Augenbecher, bei welchem Sinneszellen von außen her herantreten, nennen wir aber einen invertierten Pigmentbecherocell. Wir können also vorläufig das Nebenauge einer Daphnia definieren als einen Komplex von vier invertierten Pigmentbecherocellen. Diese Sinneszellen sind es, welche unser Interesse besonders beanspruchen. Denn sie gestatten uns erst, ein Kriterium für den Grad der optischen Wirksamkeit des Nebenauges.

Was zunächst ihre Anzahl anbelangt, so ist darüber nirgends etwas Genaues mitgeteilt. Aus zahlreichen Schnitten habe ich ermitteln können, daß die Anzahl der Sinneszellen immer konstant ist und daß sie folgendermaßen verteilt sind: Die lateralen Augen-

becher nehmen je zwei Sinneszellen auf, wie dies Textfig. 8 und 9 deutlich erkennen läßt; der vordere desgleichen: Andeutung Textfig. 6; außerdem leicht an der Zweiteiligkeit des Frontalorganes und seiner zugehörigen Nerven zu beweisen (Textfig. 13). Der untere Becher aber enthält vier Sinneszellen, wies dies sehr gut Textfig. 7 veranschaulicht. Die Anzahl der Augenbechersinneszellen läßt sich auch mit Hilfe der Vitalfärbung kontrollieren. Wie schon FISCHEL gezeigt hat, treten bei Anwendung der Neutralrotfärbung die Kerne sehr deutlich hervor. Auf einzelnen Schnitten treten in mehr oder weniger auffälliger Weise an der Berührungsfläche benachbarter Sinneszellen besonders dunkel gefärbte Streifen (*St* in den Figuren) auf. Mit Immersion (Zeiss, Comp. Ok. 18, Apochr. 2 mm) konnte ich feine Querstrichelung (senkrecht zur Längenausdehnung) wahrnehmen. Ich habe alle derartigen Stellen so eingehend als möglich untersucht. In diesen Gebilden glaube

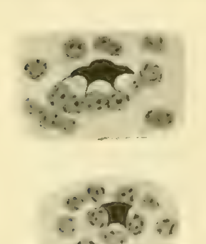


Textfig. 7, 8 und 9. Das Nebenauge in Transversalschnitt.
Leitz Ok. 3, Obj. 7.

ich zuversichtlich jene entdeckt zu haben, welche HESSE in seinen zahlreichen Untersuchungen bei anderen niederen Tieren als Stiftchensäume beschreibt. Ich erkläre ausdrücklich, nicht immer die feinen Neurofibrillenenden gesehen zu haben — nach HESSE sind die Stiftchen nichts anderes als besonders differenzierte Neurofibrillenenden —, wohl aber war stets der gesamte Saum als solcher intensiver gefärbt als die eintretenden Neurofibrillen. Ferner konnte ich auf einem Schnitt sehr deutlich zu beiden Längsseiten des Stiftchensaumes eine hellere Partie unterscheiden (Textfig. 8). Ich vermute unter dieser hellen Zone jenen Teil der Neurofibrillen, den HESSE als Schaltzone bezeichnet. Soviel steht also fest für das Nebenauge: Ein optischer Apparat ist nachweislich ausgebildet, so daß der Schluß gerechtfertigt erscheint, daß das Nebenauge wenigstens bei Daphnia noch funktionsfähig ist. In-

wieweit, das ist eine andere Frage. Der Augen anderer Cladoceren werde ich weiter unten noch gedenken.

Unsere histologischen Befunde sind aber damit noch nicht erschöpft, vielmehr möchte ich eines Umstandes gedenken, den ich hier nicht unerwähnt lassen kann. Mit Ausnahme von SCHÖDLER, der, wie bereits oben angeführt, das Nebenauge für ein Gehörorgan anspricht, sind sich alle anderen Autoren darüber einig, es mit einem Sehorgan zu tun zu haben. Aber in einem Punkt weichen sie sehr voneinander ab, dies ist in der Frage der Kristallinsen. Ich behaupte, daß weder diejenigen vollständig recht haben, welche solche anführen, noch jene, welche das Vorhandensein lichtbrechender Elemente ohne weiteres leugnen. Kristallinsen oder gar Kristallkegel, wie sie dem zusammengesetzten Auge zukommen, finden sich hier meiner Ansicht nach überhaupt nicht. Jedoch fallen einem, wenn man lebendes Material daraufhin untersucht, bisweilen sehr deutlich helle, lichtbrechende Stellen auf; ganz besonders bei noch jungen Exemplaren, solange das Pigment noch einen bräunlichen Ton aufweist. Recht klar treten dann diese Stellen hervor, wenn man beim Mikroskopieren stark abblendet. Bisweilen schimmern sie nur durch das Pigment, öfters aber treten sie am Rande desselben kuppenförmig hervor. Auf Schnitten habe ich dergleichen nicht finden können, bin aber überzeugt, daß hier doch ein weiteres optisches Hilfsmittel vorliegt, eben ein lichtbrechendes Medium, das vielleicht von einer Sekretmasse gebildet sein könnte (ähnlich den pseudoconen Augen). Hervorheben will ich schließlich das Auftreten von Vakuolen innerhalb der Sinneszellen. Bei dem einen Tier sind sie zahlreicher als bei dem anderen. Über die Vakuolen selbst wüßte ich nichts Nennenswertes hinzuzufügen. Ich glaube in ihrem Auftreten Anzeichen für eine Rückbildung des Nebenauges zu sehen und werde darauf nochmals zu sprechen kommen.



Textfig. 10. Das Nebenauge eines Embryo in zwei aufeinanderfolgenden Schnitten. Leitz Ok. 5, Obj. 8.

Daß das Nebenauge schon bei Embryonen sehr gut entwickelt ist, soll Textfig. 10 zeigen. Es sind hier zwei aufeinander folgende Schnitte wiedergegeben, welche durch den Kopf des Embryo genau frontal gehen. Man sieht ausgezeichnet den unteren und die beiden seitlichen Becher. Ringsherum liegen die Ganglienzellen des Gehirns.

Ganz merkwürdige Verhältnisse zeigt das Nebenauge von Simocephalus vetulus. Es besteht aus einem sehr langen Pigmentstreifen, der unten gabelig geteilt ist. Leider kann ich zu seiner Erläuterung nichts hinzufügen, da ich keine geeigneten Schnitte erhielt. Ich kann hier nur auf die Arbeiten von SAMASSA (27) und CUNNINGTON (7) verweisen.

Als eine Art Abnormität des Daphniden-Nebenauges möchte ich die Fälle bezeichnen, wo das Pigment in stärkerer Ausbildung vorhanden ist und demgemäß auf die Sinneszellen, oft in schmalen Reihen, übergreift. Bisweilen zeigten diese Pigmentstreifen eine symmetrische Ausbildung.

Bevor ich dieses Kapitel beschließe, sei es mir gestattet, auf gewisse Beziehungen, die meines Erachtens zwischen der Ausbildung des zusammengesetzten Auges und des Nebenauges bestehen, hinzuweisen und sie kurz zu begründen. Ich gehe hierbei von der Ansicht aus, daß das Nebenauge das ursprünglichere Sehorgan ist. Demnach folgere ich, daß in dem Maße wie das zusammengesetzte Auge sich immer mehr differenziert, das Nebenauge in seiner funktionellen Ausbildung weiter reduziert wird. Bekanntlich ist Monospilus jene einzige von allen Cladoceren, die nur das Nebenauge besitzt. Ich habe davon Schnittserien angefertigt und gefunden, daß der Bau dieses Nebenauges morphologisch sich in nichts von dem von Daphnia magna unterscheidet. Es sind vier typische Pigmentbecher vorhanden, die ich in ihrer Anzahl auch bei anderen Arten konstant fand. Lichtbrechende Körperchen und Andeutung von Stiftchensäumen waren nachweisbar, bei der Kleinheit der Objekte natürlich nicht mit der Deutlichkeit zu erkennen wie bei Daphnia magna. Allein Vakuolen fehlen vollständig. Ich bin deshalb zu der Ansicht gekommen, daß das Nebenauge bei Monospilus noch vollständig gebrauchsfähig ist. Dies muß ja auch aus dem Mangel eines Hauptauges gefolgert werden.

An zweiter Stelle seien alle übrigen Lynceiden genannt, da bei diesen bekanntlich Nebenauge und Hauptauge nebeneinander bestehen und zwar, was für diese Familie charakteristisch ist, beide annähernd von gleicher Größe. Hier habe ich auf Schnitten von Eurycercus und Chydorus wenigstens den typischen Bau des Nebenauges wiederfinden können. Das Hauptauge zeigt nur wenige Kristallkegel, was ich besonders hervorheben möchte. Dieses Nebeneinander von Sehorganen, welchen sowohl verschiedene Einrichtung wie Leistung sicherlich zukommt, kann nach HESSE im allgemeinen historisch oder funktionell begründet sein. Ich

vermute, daß in diesem Falle beide Gesichtspunkte in gleichem Maße dabei zu berücksichtigen sind.

Bei den Daphniden nun konstatieren wir, daß im wesentlichen das optische Vermögen auf dem Komplexauge beruht. Hier finden wir eine stattlichere Zahl von Kristallkegeln vor, und zwar in jeder Hälfte des Doppelauges von Daphnia elf (WOLTERECK 1913). Das Nebenauge weist zwar hinsichtlich der Pigmentbecher die typische Anordnung auf, wie ich mich an Schnittpräparaten von Daphnia, Simocephalus exspinosus, Scapholeberis und Ceriodaphnia überzeugen konnte, allein, wie des ausführlicheren schon oben unter Daphnia magna berichtet, zeigen sich starke Reduktionen (Vakuolen). Noch rückgebildeter ist das Nebenauge bei den Sididen. Bei Sida, welche ich daraufhin untersuchte, konstatieren wir, daß die Pigmentbecher verschwunden sind und mit ihnen mehr oder weniger die Sinneszellen. Das Pigmentkörperchen — denn ein solches ist hier das Nebenauge — ruht in der vorderen Partie des Gehirns, also nicht mehr außerhalb des Gehirns. Dagegen ist das Hauptauge in zahlreiche Einzelaugen gegliedert. Das gleiche gilt für das schöne Kugelauge von Leptodora. Hier ist außerdem das Nebenauge völlig rückgebildet. Gleichsam wie eine Erinnerung aus alten Zeiten taucht bei diesem Genus alljährlich einmal und zwar im Frühling, wie WEISMANN (34) angibt, ein schwarzer, unscheinbarer Pigmentfleck an der vorderen Gehirnpartie des Nauplius, der aus dem Dauerei ausschlüpft, auf. Dagegen gänzlich geschwunden[1]) ist das Nebenauge bei den Polyphemiden und hier sehen wir die Ausgestaltung des Hauptauges zu noch größerer Leistungsfähigkeit vorgeschritten. Man kann bei den Polyphemiden nach CHUN und MILTZ (21)[2]) im Hauptauge zwei Teile deutlich gesondert finden. CHUN bezeichnet sie als Frontauge und Ventralauge.

Ich hoffe, aus dem soeben Geschilderten dargetan zu haben, daß eine Beziehung zwischen den beiden Sehorganen innerhalb der Cladoceren sicher besteht. Eine Erklärung für die verschiedene Ausbildungsweise beider Sehorgane scheint mir allerdings nicht ohne weiteres möglich, doch sind diese Verhältnisse gewiß einer besonderen Untersuchung wert. Ich nehme an, daß die Rückbildung des Nebenauges und die gleichzeitige Weiterentwicklung des Haupt-

1) Ich gehe hier nicht auf die Rückbildung des Nebenauges innerhalb der Gattung Daphnia („Hyalodaphnia") ein, weil diese Verhältnisse von anderer Seite zur Zeit näher untersucht werden.

2) Zuerst von CHUN (Atlantis p. 253) nachgewiesen.

auges parallel läuft der Emanzipation der Daphniden vom Litoral und der Eroberung des freien Wassers. Die Lynceiden sind ausgesprochene Schlamm- bzw. Uferbewohner (Haupt- und Nebenauge fast gleich groß), innerhalb der Familie der Daphniden finden wir sowohl litorale als pelagische Formen, während die ausgesprochen limnetischen, räuberischen Polyphemiden und Leptodoriden ein sehr kompliziertes zusammengesetztes Hauptauge und gar kein Nebenauge aufweisen.

Im Anschluß daran wollen wir sogleich das

zusammengesetzte Auge

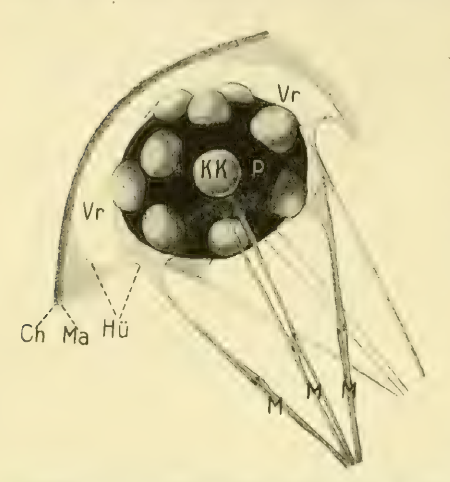
einer kurzen Besprechung unterziehen.

Literatur: Schödler 1846. — Claus 1876. — Grobben 1879. — Samassa 1891. — Miltz 1899. — Woltereck 1913.

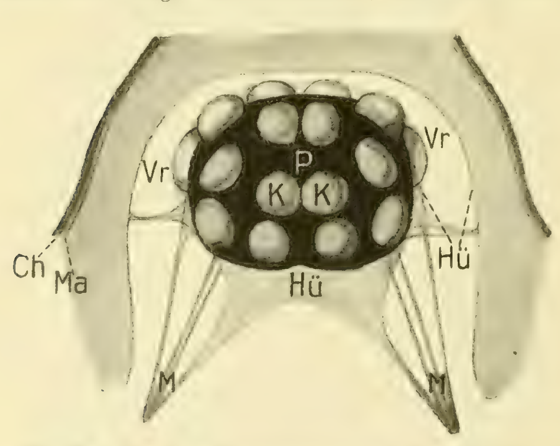
Was mich veranlaßt, auf dieses schon soviel besprochene Facettenauge hier mit einzugehen, ist die Unklarheit, die noch immer betreffs der Hülle des Auges herrscht. Bei dieser Gelegenheit mußte ich jedoch auch die Augenmuskeln mit in diese Betrachtung hereinziehen, einerseits, weil diese in inniger Beziehung zu der Hülle stehen und andererseits, weil deren Wirkungsweise meines Wissens ebenfalls noch nicht richtig erläutert ist. Betrachtet man am lebenden Tier das große Komplexauge eingehender, so wird man finden, daß das Auge in einer förmlichen Kapsel hin- und herrollt. Auf welche Weise die leichte Beweglichkeit des Auges erst ermöglicht wird, will ich im folgenden genauer ausführen. Der eigentliche Augenkörper ist von einer zarten Membran umgeben, die, soweit ich aus Schnitten ersehen konnte, aus einer homogenen Bindesubstanz besteht, und die im Äquator des Augapfels in eine zweite Membran übergeht, mit deren Hilfe das Auge an der Hypodermis des Kopfes allseitig aufgehängt ist. Es entsteht dadurch vor dem Auge eine Art Vorraum. Ebenfalls im Äquator des Auges setzen die okulomotorischen Muskeln an. Wir müssen uns zu weiterem Verständnis über die Muskulatur im besonderen orientieren. Es sind im ganzen sechs Muskeln vorhanden, auf jeder Seite drei (Textfig. 11, 12). Jeder Muskel zerfällt in der Regel in zwei Muskelfasern. Man unterscheidet auf jeder Seite, nach der von Woltereck angenommenen Bezeichnungsweise, einen Musculus depressor (vorn unten), einen Musculus lateralis[1])

1) Bisweilen konnte ich drei Muskelfasern mit Sicherheit zählen.

(in der Mitte) und einen Musculus levator (hinten oben). Die Bewegung des Auges stellt sich nun folgendermaßen dar. Kontrahieren sich die zwei Musculi depressores, so führt das Auge eine Bewegung nach vorn zu aus, wirken die zwei Musculi levatores darnach als Antagonisten, so erfolgt eine Bewegung nach hinten. Die zwei laterales stehen ebenfalls in Wechselwirkung, indem sie eine Drehung des Auges nach links oder rechts bewirken. Schließlich kann noch eine schräge Bewegungsweise Platz greifen, indem sowohl der eine linke Musculus depressor mit dem rechten levator alterniert, als auch der rechte depressor mit dem linken levator. Die beiden laterales sind im allgemeinen zarter gebaut als die übrigen Muskeln. Daß nicht, wie beim Auge des Menschen, die Auf- und Abwärtsbewegung durch ein Antagonistenpaar, sondern durch die kombinierte Wirkung zweier Obliquipaare zustande kommt, scheint mir besonders wichtig zu sein. Das Rollen und „Zittern“ des Auges kann bei der Anordnung der Muskeln, wie sie Daphnia besitzt, viel leichter und schneller erfolgen, überhaupt wird dadurch eine viel freiere Bewegung erzielt. Alle Muskeln zeigen auf Schnitten deutliche Querstreifung. Was übrigens das andere Ende der Muskeln anbelangt, so verlaufen sie vom Auge



Textfig. 11. Das zusammengesetzte Auge in Seitenansicht.



Textfig. 12. Das zusammengesetzte Auge von oben gesehen.

her jederseits konvergierend schräg nach hinten und unten und inserieren hier an der Schale, indem sie, wie aus Schnittpräparaten hervorgeht, sich bis in die Matrixschicht fortsetzen. Kurz vor dieser Anheftungsstelle zieht der Muskel der Oberlippe unter ihnen fast rechtwinkelig hinweg. Bei noch tieferer Einstellung des Mikroskopes sieht man als breites, aber zartes Band die Nervatur der sog. Nackensinnesorgane.

Bekanntlich hat Miltz (21) in seiner trefflichen Polyphemidenarbeit am Auge von Polyphemus folgende Abschnitte unterscheiden können. Er nennt den den Vorraum nach außen begrenzenden Teil äußere Hülle, welchem die Cornea des Auges als innere gegenüberliegt. An der äußeren Hülle unterscheidet er aber wieder eine äußere und innere Schicht und zwar beide aus Cuticula (Chitinlamelle) und Hypodermis (Matrixschicht) bestehend, dergestalt, daß nach Einwirkung von Reagentien sich die beiden sich sonst berührenden Matrixschichten trennen und nur noch durch sog. Konnektivfasern in Verbindung stehen sollen. Diese Darstellung von Miltz erscheint mir in jeder Hinsicht zutreffend, zumal er entwicklungsgeschichtliche Funde als Beweis hierfür beibringt. Um so mehr muß ich bedauern, diese Verhältnisse bei Daphnia magna nicht wieder gefunden zu haben. Ich halte es aber nicht für ausgeschlossen, daß auch bei Daphnia der Vorraum eine zarte Auskleidung von Chitin trägt, das allerdings äußerst dünn sein muß. Diese Annahme scheint mir um so gerechtfertigter, als nur eine möglichst dünne Schicht von Chitin sich so stark falten lassen kann. Denn bei jeder Bewegung des Auges treten am beweglichen Teil seiner Hülle gleichzeitig entsprechende Spannungen und Erschlaffungen auf.

Ich wiederhole also: Mit Sicherheit konnte ich demnach an der äußeren Hülle von Daphnia nur folgende Lagen von außen nach innen finden: Chitinlamelle (Cuticula), ihr eng anliegend die Matrixschicht (Hypodermis) und dann die Wandung des Vorraumes und dessen Lumen und schließlich die bindegewebige Hülle des Auges.

Textfig. 12 stellt die Ansicht von oben her dar. Auf dieser habe ich die Hülle nicht mit über das Pigment gezeichnet, wie auf der Profilansicht, um die Kristallkegel möglichst klar hervortreten zu lassen. Soviel über die beiden Sehorgane.

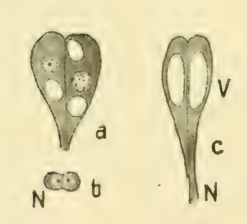
Wir wollen nunmehr versuchen, uns in Organe einen Einblick zu verschaffen, denen im allgemeinen bis jetzt eine sehr ver-

schiedene oder gar keine Deutung zuteil geworden ist. Ich meine die sog.

Frontal- und Nackensinnesorgane.

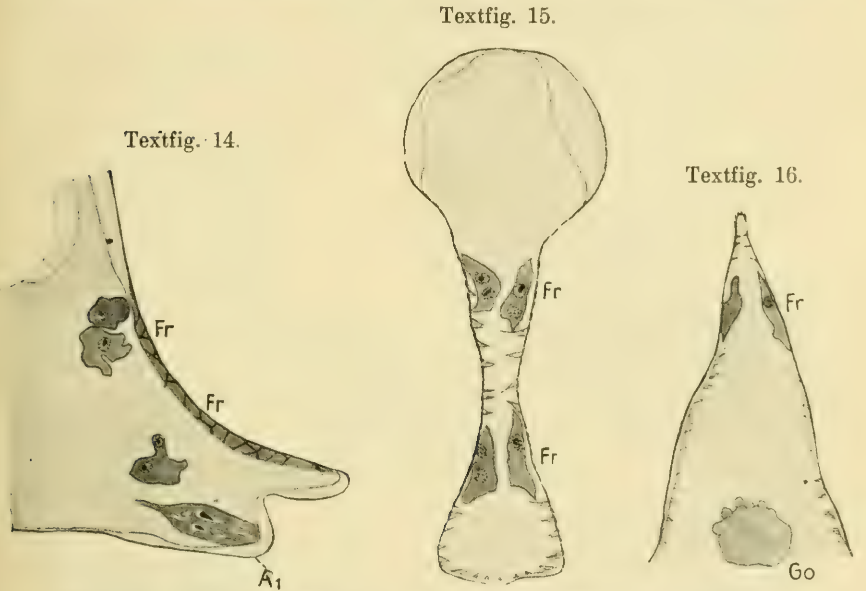
Literatur: Bronn-Gerstäcker 1866—79. — Claus 1876. — Hérouard 1895. — Spencer 1902. — Cunnington 1903. — Fischel 1908. — Zograf (?).

Historisches und eigene Befunde: Jenes Organ, welches bei vielen Cladoceren die Fortsetzung des vorderen Augenbechers bildet, hat man Frontalsinnesorgan genannt, wobei man aber den sicheren Beweis für die Richtigkeit dieser Bezeichnung schuldig blieb. Man folgerte dies offenbar daraus, daß es mit dem Nebenauge in Verbindung steht. Dieses Frontalorgan stellt ein äußerst zartes Gebilde dar. Es besteht aus einem Nerv, der bekanntlich am Nebenauge einmündet, und aus einer kolbenförmigen Anschwellung. Es gelang mir, diese Verdickung als aus zwei Zellen bestehend selbst noch auf Schnitten nachzuweisen. Worauf ich vorläufig hinweisen möchte, ist der Umstand, daß auf den meisten Abbildungen dieses Organs die beiden Zellen nicht nebeneinander, wie es in Wirklichkeit der Fall ist (Textfig. 13 *a*, *c*), sondern übereinander gezeichnet sind (Zograf, Claus). Daß auch der Nerv paarig ist, konnte ich auf Transversalschnitten bestätigt finden (Textfig. 13 *b*). Über die Physiologie will ich weiter unten berichten. Außer diesem in der Literatur schon mehrfach besprochenen Frontalorgan fand ich in der „Stirnregion" bei Daphnia magna mehrere kompakte Zellkomplexe, die stets gesetzmäßig angeordnet sind. Ich stelle sie dem eigentlichen Frontalorgan als Frontalorgane im weiteren Sinne gegenüber. Es lassen sich auf Frontalschnitten deutlich vier Gruppen unterscheiden (Textfig. 15), deren zwei Textfig. 14 im Profil zeigt. In Fig. 16 sind die beiden oberen in der Höhe des Ganglion opticum transversal getroffen. Im allgemeinen fand ich in jeder Gruppe zwei Kerne. Irgendwelche nervöse Verbindung konnte ich hier allerdings nicht nachweisen, aus Gründen, die ich weiter unten erörtern will, sind sie vorauszusetzen.



Textfig. 13. Das eigentliche Frontalorgan in Frontalschnitt (*a* und *c*). Leitz Ok. 3, Obj. 8, und Transversalschnitt (*b*). Leitz Ok. 5, Obj. 3.

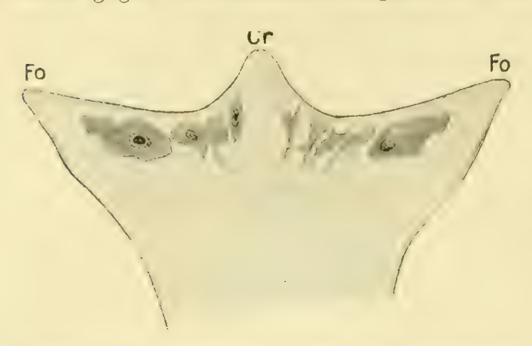
Nicht viel klarer sind die Mitteilungen über die sog. Nackensinnesorgane, die, was ihre Darstellung anbelangt, meines Wissens noch am besten von LEYDIG wiedergegeben sind. Sie sind zu beiden Seiten des Kopfes vorhanden. Ihre Nerven entspringen als starke Stränge zu beiden Seiten des Gehirns und zwar an seiner oberen Kante. Sie wenden sich zunächst zwischen Ganglion opticum und Augenmuskulatur hindurch schräg nach oben und hinten, ziehen dann in deutlichem Bogen um die Außenseite der Leberhörnchen



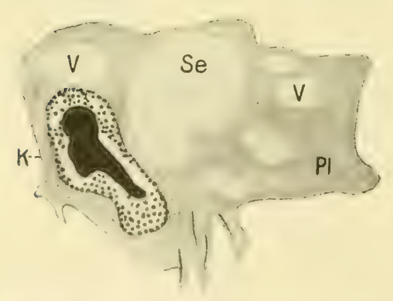
Textfig. 14. Frontalorgane im weiteren Sinne, sagittal geschnitten.
Textfig. 15. Frontalorgane im weiteren Sinne, frontal geschnitten.
Textfig. 16. Frontalorgane im weiteren Sinne, transversal geschnitten.
Leitz Ok. 5, Obj. 3.

und teilen sich nun von hier aus in vier Hauptäste, deren hinterster sich nochmals deutlich in kleinere Zweige auflöst. An ihren Enden tragen sie jene Zellkomplexe, auf die ich hier näher eingehen will. Zur genauen Orientierung bemerke ich noch, daß die Nackenorgane, wenn man von oben her auf den Kopf blickt, im allgemeinen zwischen dem ersten und zweiten Nebenkiel (s. hierzu Taf. XXIV, Fig. 6 *Pa* Cr_1 und $_2$) hinziehen. Über dem Auge stoßen sie dorsalwärts fast zusammen (Textfig. 17). Nach hinten zu enden die letzten Ausläufer etwa über der Mitte der Ruderantennenbasis.

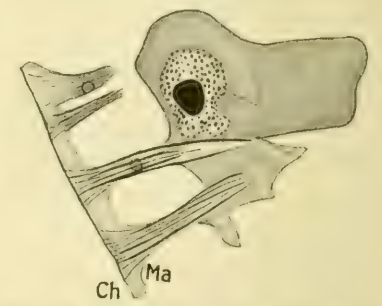
Wenn man die Nackenorgane zunächst am lebenden Tier betrachtet, so zeigen sich bei starkem Abblenden in den einzelnen Zellen stark lichtbrechende Kerne, wie dies auch Bronn-Gerstäcker angibt. Cunnington konstatierte außerdem, daß sich die Zellen gegen die Schale hin abplatten. Spencer glaubte in ihnen einen optischen Apparat gefunden zu haben, indem er einen dioptrischen Teil und in den Zellfortsätzen Stäbchen beschreibt. Doch schien mir diese Deutung von vornherein als ausgeschlossen. Trotzdem bezweifelte ich aber nicht, daß es schließlich doch Sinnesorgane sein könnten und zwar solche eines statischen Sinnes. Ich konnte aber weder an ihnen Sinneshärchen noch in der darübergelegenen Cuticula eine Differenzierung des Chitins beobachten. An der Hand von Schnitten sollte ich denn auch eines Besseren belehrt werden. Der allgemeine Charakter dieser Zellen läßt sich



Textfig. 17. Nackensinnesorgane im Frontalschnitt Leitz Ok. 5, Obj. 3.



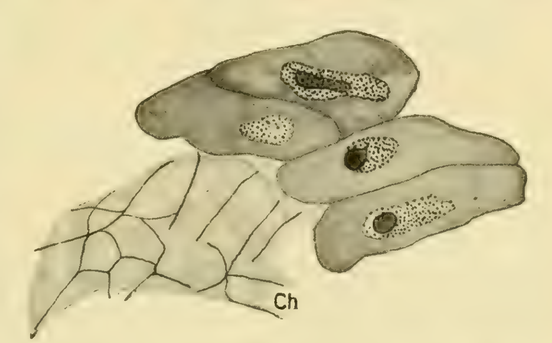
Textfig. 18. Einzelne Zelle der Nackensinnesorgane. Leitz Ok. 5, Obj. 8.



Textfig. 19. Einzelne Zelle der Nackenorgane mit Matrixzellen. Leitz Ok. 5, Obj. 6.

ungefähr folgendermaßen darstellen. Die Zelle selbst hat meist ein gelapptes, amöbenartiges Aussehen (Textfig. 18, 19). Bisweilen ist sie kompakt und in die Länge gezogen (Textfig. 20). Sehr auffällig tritt auf den Schnitten der Kern hervor, der seltener ganz rund, bisweilen sogar sehr lang oval ist (Textfig. 18, 20). Nächst

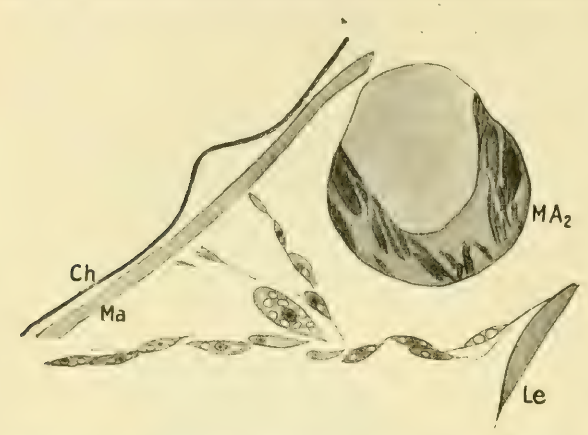
den Kernen sind es Vakuolen, die der Zelle ihr charakteristisches Gepräge verleihen. Bisweilen sah ich diese erfüllt mit einem Sekret (Textfig. 18), das hinsichtlich der Farbreaktion stark dem Chitin glich. Die Zellen liegen der Schale ziemlich dicht an und zwar derart, daß sich zwischen der Cuticula (der Chitinlamelle) und ihren Körper nur ein schmaler Saum der Hypodermis (der Matrixschicht des Chitins) einschiebt. Diese Matrixzellen sind stark abgeplattet und, was ich für sehr beachtenswert halte, mit den Nackenorganzellen durch mehrere Fortsätze verbunden (Textfig. 19). Gemäß dem ganzen Habitus dieser Zellen bin ich zu der Ansicht gelangt, daß es Drüsenzellen sind, deren Bestimmung es offenbar ist, die Matrixzellen bei Bedarf mit Sekret zu versorgen. Diese Drüsen stellen also vielleicht eine Art Reservoir dar, von dem aus Stoffe, welche für die Cuticulabildung von Bedeutung sind, in die Leibesflüssigkeit übertreten. Dieser Vorgang wird zumal vor jeder Häutung eintreten. Das gleiche hinsichtlich des physiologischen Verhaltens gilt auch von den obenerwähnten Frontalorganen im weiteren Sinne.



Textfig. 20. Vier langgezogene Zellen der Nackenorgane, direkt unter der Schale angeschnitten. Leitz Ok. 1, Obj. 8.

Zu demselben Resultate kommt auch Hérouard. Er schildert diese Organe als große Zellen, deren Kerne une masse chromatique en forme de croissant (sur les coupes) aufweisen, und welche außerdem verzweigte Vakuolen enthalten. Seine Folgerung daraus ist: „Cette similitude de structure entre les cellules frontales et les glandes salivaires nous indique d'une façon bien évidente que ce sont des organes ayant la même valeur physiologique. Les organes frontaux ne sont donc pas des organes des sens, mais simplement des appareils glandulaires.“ Er nennt sie darum auch mit Recht glandes mères de réserve. — Fischel weiß zwar die Funktion dieser Organe nicht zu deuten, doch hält er Nacken- und Frontalsinnesorgane nach ihrer Lage und Ausbildung als einander morphologisch und physiologisch nahestehende Gebilde.

Einer besonderen Art von Zellgebilden muß ich noch gedenken. Auf einem Sagittalschnitt (Textfig. 21) sah ich vom Leberhörnchen her zwischen die Ruderarmmuskulatur hindurch Zellen an die Matrixschicht herantreten, deren Gestalt spindelförmig war. Ich vermute, daß es nur besonders geformte Zellen der Nackenorgane sind.



Textfig. 21. Eigenartig geformte Zellen (der Nackenorgane?), welche vom Leberhörnchen nach der Schale ziehen. Leitz Ok. 1, Obj. 6.

Schließlich noch ein Wort über den Nerv dieser Organe, den sog. Tegumentarius, wie ihn Cunnington nennt. An der Stelle, wo er um das Leberhörnchen biegt, konnte ich auf mehreren Schnitten sehr gut einzelne Fibrillen erkennen. Diese zeigten sich unter starker Vergrößerung bisweilen auffällig verdickt.

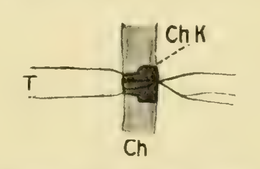
Die Tastantenne.

Literatur: Redi 1684. — Schäffer 1755. — O. F. Müller 1785. — Straus 1819/20. — Schödler 1846. — Leydig 1860. Bronn-Gerstäcker 1866/79. — Weissmann 1874. — Lilljeborg 1900. — Cunnington 1903. — Retzius 1906.

Historisches: Die erste bildliche Darstellung der Tastantenne findet sich bei Redi (24), wo man auf tavola terza seiner Abhandlung unter Figura XVI, Nr. 5 tre animaletti acquatici sehen kann, bei denen vorn am Kopfe ein förmlicher Schnabel gezeichnet ist. Wie leicht zu verstehen, sind damit die Rostrumspitze und die Tastantenne gemeint. Eine Deutung dieser Gebilde versucht zuerst Schäffer (28) zu geben, indem er sie als Freßspitzen anspricht, „wodurch“, wie es wörtlich heißt, „das Thiergen diejenigen Körper und kleine Insekten sogleich befühlen und unterscheiden kann, die ihm tauglich oder untauglich sind.“ O. F. Müller (22) beschreibt sie als Palpi und bei ansehnlicher

Länge als cornicula und membra masculi. Bei den französischen Schriftstellern (STRAUS (32) u. a.) werden sie als antennules oder les petites antennes aufgeführt. SCHÖDLER (30) bezeichnet sie mit Recht als wirkliche Antennen und zwar spricht er ihnen Tast- und Geruchsempfindung zu. Zu einem auffälligen Schluß kommt LEYDIG (19). Er glaubt, in ihnen Gehörorgane entdeckt zu haben. Er stellt deshalb einen Vergleich mit den Gehörorganen der Insekten und höheren Krebse an. Merkwürdigerweise behauptet er außerdem noch, daß die Tastantenne immer beweglich eingelenkt und die Muskeln meist zu sehen seien. BRONN-GERSTÄCKER (1) bezeichnet sie einfach als Cladocerenfühler, ein Ausdruck, der mir sehr passend erscheint. WEISMANN (34) spricht von vorderen Antennen, die er für Geruchsorgane hält. Auch LILLJEBORG (20) ist der Ansicht, daß man in den Vorderfühlern Gefühls- oder Geruchsorgane erblicken könne. Die gleiche Funktion schreibt auch CUNNINGTON (7) diesen Organen zu. RETZIUS (25) sucht an der Hand der GOLGIschen Chromsilbermethode einen Einblick in die histologischen Feinheiten der Tastantennen zu gewinnen. Auf seine Ergebnisse werde ich noch zurückkommen.

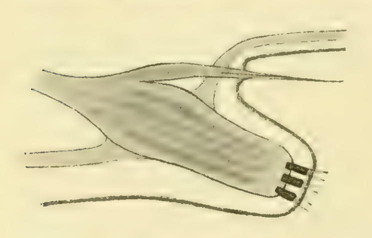
Eigene Befunde: Nunmehr will ich versuchen, den Bau der Tastantenne histologisch zu schildern, soweit ich ihn auf Schnitten und mittels Vitalfärbungsmethode verfolgen konnte. Rein äußerlich lassen sich drei Abschnitte an der Antenne ohne weiteres unterscheiden: 1. die LEYDIGschen Cuticularfäden, auch Riechfäden oder Tastborsten genannt, 2. das Ganglion, 3. der Nerv (Taf. XXIV, Fig. 4).



Textfig. 22. Eine Chitinkapsel der Tastantenne. Leitz Ok. 5, Obj. 8.

Hinsichtlich der LEYDIGschen Cuticularfäden wüßte ich nichts Neues hinzuzufügen. Sie sind von LEYDIG, WEISMANN und CUNNINGTON eingehender behandelt worden. Sozusagen den Übergang von den Tastborsten zu dem Ganglion bilden eigentümliche chitinige Gebilde, welche ich wegen ihrer Form am besten mit den Isolatoren unserer Telephonleitungen vergleichen möchte (Textfig. 22 und Taf. XXIV, Fig. 2 *Chk*). Ich nenne sie mit WEISMANN kurz Chitinkapseln. Zuerst erwähnt sie LEYDIG (19), ohne aber Sicheres über ihre Natur ermitteln zu können. Er schreibt wörtlich: „Eine nie fehlende Eigentümlichkeit ist es, daß die Cuticula der Tastantenne, da, wo die Tastborsten von ihr abgehen, ebensoviele

dunkel markierte Stellen oder Verdickungen hat." WEISMANN (34), der diese Anschwellungen auch an Leptodora beobachten konnte, beschreibt sie daselbst als kleine, zylindrische Chitinkapseln. Auch RETZIUS (25) bildet sie ab, er nennt sie einfach körnchenförmige Verdickungen. — Sie sind oben und unten offen. Auch habe ich in ihnen deutlich die Nervenfasern verlaufen sehen (Textfig. 22). Jede solche Nervenfaser fand ich zusammengesetzt aus zwei Neurofibrillen, die ich bisweilen innerhalb der Chitinkapsel gekreuzt fand (Textfig. 22). Die Neurofibrillen resp. die Nervenfasern verlaufen in einer Art Röhre zu den Ganglienzellen (Taf. XXIV, Fig. 2 *N*). Diese Ganglienzellen (*Gz*) hat schon RETZIUS mittels der GOLGIschen Chromsilbermethode als oppositipol bipolare Sinneszellen beschrieben. Ich fand dies in ausgezeichneter Weise bestätigt an Tieren, die ich in möglichst konzentrierte Methylenblaulösung setzte (Taf. XXIV, Fig. 5). Auf keinem Schnitt habe ich allerdings diese Bipolarität wiederfinden können. Vielmehr war der proximale Abschnitt der Ganglienzellen mehr oder weniger abgerundet (Taf. XXIV, Fig. 2). Es ist vielleicht nicht ausgeschlossen, daß in dem geschnittenen Material die Konservierung eine derartige Wirkung hervorgerufen hat. Im übrigen fand ich zahlreiche Kerne, hier und da im Ganglion verstreut, deren Nucleus sich besonders abhob. An der Stelle, wo die Ganglienzellen liegen, zeigt das Ganglion eine Auftreibung. Die Nervenfasern treten, nachdem sie hinter den Ganglienzellen noch eine kurze Strecke getrennt verlaufen sind (Taf. XXIV, Fig. 5), zu dem Antennennerven zusammen. Dieser Nerv tritt schließlich an der unteren, vorderen Gehirnpartie beiderseits in das Gehirn ein (vgl. hierzu Textfig. 2).



Textfig. 23. Die Tastantenne mit Nebentastborste (schematisch).

Was die Zahl der Ganglienzellen anbelangt, so gibt sie RETZIUS auf neun für Daphnia magna an. Ich kann diese Zahl insofern bestätigen, als ich ebensoviel Chitinkapseln zählen konnte.

Es erübrigt sich noch, eines interessanten Befundes an dieser Antenne zu gedenken. Es handelt sich (wohlgemerkt) um ein Paar von den übrigen gesonderte Tastborsten (Textfig. 23). Sie liegen, jederseits eine, über den Ganglien der Tastantenne, aber ebenfalls noch unter der Rostrumspitze, d. h. in der Mitte der

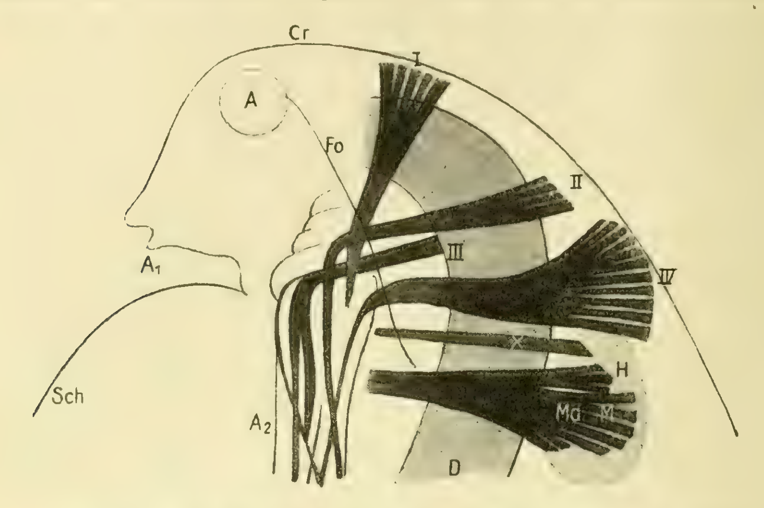
Bucht, die sich zwischen Rostrumspitze und jeder Tastantenne befindet (vgl. auch Taf. XXIV, Fig. 5*). Im Innern dieser Nebentastborsten, wie ich sie kurz bezeichnen will, fand ich ebenfalls zwei Neurofibrillen. Allein eine Chitinkapsel findet sich hier nicht, vielmehr durchbricht die Neurofibrille ohne weiteres die Chitinlamelle. Proximal legen sich diese Nebenborsten schließlich an die Ganglien der Antenne an. Es dürfte von einigem Interesse sein, zu erfahren, 1. ob diesen Nebenborsten eine besondere physiologische Bedeutung zukommt, und 2. ob sie sich überhaupt noch bei anderen Cladoceren an den Weibchen nachweisen lassen. Bekanntlich zeigen ja die ersten Antennen der Männchen fast aller Cladocerenspezies außer den endständigen Fühlborsten mehr oder weniger stark entwickelte „Nebenborsten", die in der Literatur meist als Geißel bezeichnet werden. Es fragt sich jetzt, ob diese Borste der Nebenborste der weiblichen Antenne homolog ist. Der Lage nach scheint dies sehr gut möglich zu sein. Von diesem Gesichtspunkte aus würde z. B. auch die Stirnborste der Bosminen ihre morphologische Erklärung finden. Erwähnt sei noch, daß die Ganglien der Antennen zwischen Stützzellen eingebettet sind, wie sie auf Taf. XXIV, Fig. 5 (*Iz*) zu sehen sind.

Muskulatur.

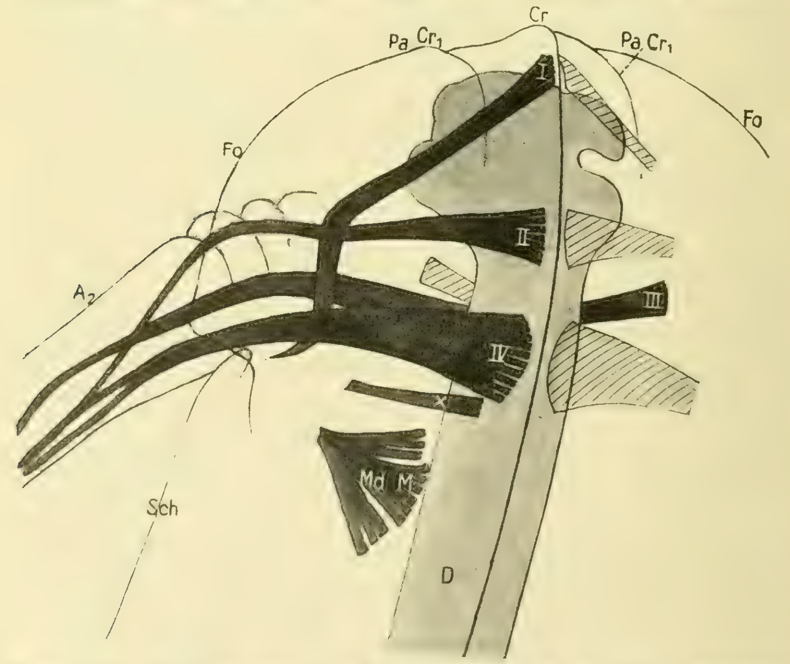
Literatur: Schödler 1846. — Leydig 1860. — Lilljeborg 1900. — Cunnington 1903.

Historisches und eigene Befunde: Die größten und kräftigsten aller Muskeln sind bei den Cladoceren unstreitig die der Ruderantennen. Über diese allein will ich hier kurz berichten. Es sind außerordentlich breite Muskeln, von denen jeder aus einem Komplex vieler Muskelbündel besteht. Auf Abbildungen von Daphnia fand ich nun die Ruderarmmuskeln in der Regel in der Dreizahl angegeben. Das ist richtig und zugleich falsch. Richtig insofern, als in der üblichen Profilansicht im allgemeinen nur drei deutlich zu sehen sind (Textfig. 24, I, II, IV). Wenn man aber aufmerksamer hinsieht, kann man, allerdings nur in günstigen Fällen, einen vierten Muskel wahrnehmen (Textfig. 24, III). Dieser Muskel setzt sich aber nicht etwa am Kiel an, sondern geht quer durch den Cephalothorax, indem er unter den Darm hinwegzieht, um auf der anderen Seite sich an die Schale zu befestigen, etwa an der Stelle, wo der zweite Nebenkiel sich befindet (Textfig. 25, III). Zur weiteren Orientierung verweise ich

außerdem auf Taf. XXIV, Fig. 6 und 7. Wie ich aus der Literatur ersehe, hat SCHÖDLER (30) gleiche Verhältnisse bei Acanthocercus



Textfig. 24. Die Muskulatur der Ruderantenne, von der Seite gesehen.



Textfig. 25. Die Muskulatur der Ruderantenne, schräg von hinten gesehen.

konstatiert. Er bemerkt dabei auch sehr richtig, daß durch den in Rede stehenden Muskel (Textfig. 25, III) der Magenteil

des Darmes gleichzeitig gestützt wird, ein Umstand, auf den ich besonders aufmerksam machen möchte. Was die anderen Muskeln (I, II, IV) betrifft, so inserieren sie ganz oben am Kiel. Muskel IV weist einen besonders breiten, fächerförmig gestalteten Muskelansatz auf. Den weiteren Verlauf der Muskulatur innerhalb des „Oberarmes" oder „Stieles" der Ruderarme habe ich nur der Vollständigkeit halber mit eingezeichnet, ohne hierauf etwa eingehen zu wollen.

Hinzufügen möchte ich noch, daß die Mandibelmuskeln, die zu beiden Seiten des Herzens verlaufen, ebenfalls ausgesprochene Fächerform zeigen, dergestalt, daß die mittlere Portion etwas weiter dorsalwärts inseriert als die Flanken. Ob der mit x bezeichnete Muskel ebenfalls zu den Mandibeln gehört oder vielleicht als Schalenmuskel in Betracht kommt, konnte ich leider nicht entscheiden. Es wäre jedenfalls angebracht, auch einmal die Cladocerenmyologie im speziellen zu behandeln, da hier noch manche Unklarheit vorliegt. Soweit ich feststellen konnte, hat bis jetzt nur Schödler (Acanthocercus) und Scheffelt (Holopedium) ausführlicher über die Muskulatur geschrieben.

Der Darm.

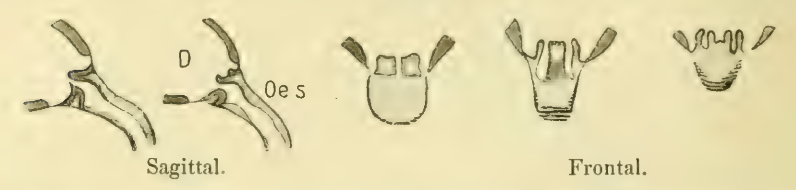
Literatur: Schödler 1846. — Leydig 1860. — Weismann 1874. — Lilljeborg 1900. — Cunnington 1903. — Fischel 1908.

Eigene Befunde: Ohne etwa auf die Literatur eingehen zu wollen, habe ich trotzdem die für dieses Kapitel einschlägigen Arbeiten aufgeführt, um eine schnelle Orientierung über die bisherigen Ergebnisse auf diesem Gebiet zu ermöglichen.

Man unterscheidet am Darmkanal bekanntlich drei Hauptabschnitte:

1. den Vorderdarm = Ösophagus, Speiseröhre, Schlund, Munddarm;
2. den Mitteldarm oder eigentlichen Darm, auch Magendarm oder kurz Magen genannt;
   an diesem unterscheidet man wieder
   a) eine vordere Partie, Magen im engeren Sinne und
   b) eine hintere Partie, Dünndarm genannt;
3. den Enddarm = Mastdarm, Afterdarm.
   Als Anhänge wären
4. die „Leberhörnchen" zu nennen, blinddarmähnliche Gebilde am vorderen Teil des Darmes.

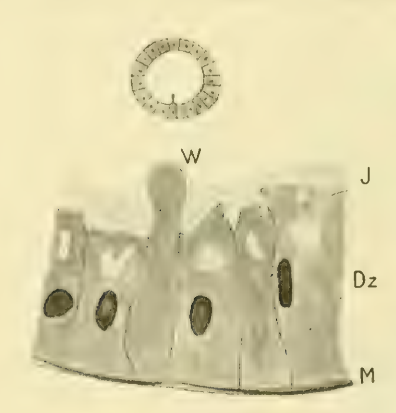
Zu 1. Leydig bemerkt zu dem Ösophagus folgendes: „Er geht nicht einfach in den Magen über, sondern bildet in denselben hinein einen starken Vorsprung.“ Lilljeborg nennt ihn Cardia. Ich bemerke hierzu nur, daß es sich offenbar um eine Sicherheitsvorrichtung handelt, welche das Zurücktreten der Nahrung in den Schlund verhüten soll. Da genauere Darstellungen hierüber



Textfig. 26. Verschlußvorrichtung am Ösophagus beim Übergang in den Darm. Leitz Ok. 1, Obj. 3.

nicht vorhanden sind, habe ich die Verhältnisse in Textfig. 26 dargestellt. Zum Verständnis dieser Abbildungen bedarf es wohl weiter keiner Erklärung.

Zu 2. Betreffs des Mitteldarmes möchte ich zunächst auf Textfig. 27 hinweisen, welche sehr gut die histologischen Verhältnisse beleuchtet. Ich unterscheide mit Leydig und Weismann von außen nach innen 1. eine Muskelschicht nebst Serosa, erstere bestehend aus Längsmuskeln, darüber die Ringmuskeln, 2. eine einfache Lage großer, zylindrischer Zellen und 3. als deren Ausscheidung eine homogene Intima. Wie scharf die Ringmuskulatur durch Vitalfärbung (Methylenblau) sich von der Darmwand abhebt, soll Taf. XXIV, Fig. 3 wiedergeben, in welchem Falle ich auch die Form dieser Muskeln genauer wahrnehmen konnte.



Textfig. 27. Histologie der Darmwandung. Leitz Ok. 3, Obj. 8.

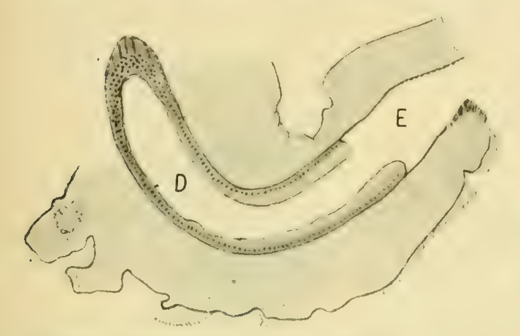
Zu 3. Auf Sagittalschnitten konnte ich die Grenze von Mitteldarm und Enddarm schärfer als bisher feststellen. Mit dem Aufhören der hohen Zellen kündigt sich der Enddarm an und zwar läuft die verdauende Zellschicht des Mitteldarmes auf der unteren Hälfte des Darmrohres noch eine Strecke weiter

als oben (Textfig. 28). Der Magendarm ragt also noch ein Stück in das Abdomen hinein.

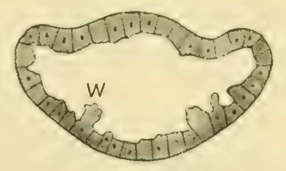
Zu 4. Schließlich beobachtete ich am lebenden Tier, daß bisweilen von der Nahrung etwas mit in die Leberhörnchen hinein befördert wird. Sicherlich findet auch hier eine rege Sekretion statt. In der Gegend, wo die Leberhörnchen in den Darm übergehen, fand ich an der Unterseite des Darmes in einzelnen Darmzellen große Vakuolen (Textfig. 29), von anderen Zellen sah ich plasmatische Vorsprünge in das Darmlumen hineinragen (Textfig 30).



Textfig. 29. Querschnitt durch den Darm (Vakuolen). Leitz Ok. 3, Obj. 3.



Textfig, 28. Übergang vom Mitteldarm in den Enddarm, sagittal geschnitten. Leitz Ok. 1, Obj. 3.



Textfig. 30. Querschnitt durch den Darm (papillöse Wucherungen *W*). Leitz Ok. 3, Obj. 3.

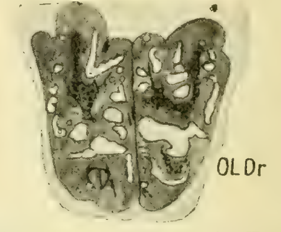
Die Oberlippe.

Literatur: Schödler 1846. — Leydig 1860. — Claus 1876. Samassa 1891. — Lilljeborg 1900. — Cunnington 1903. — Retzius 1906. — Fischel 1908.

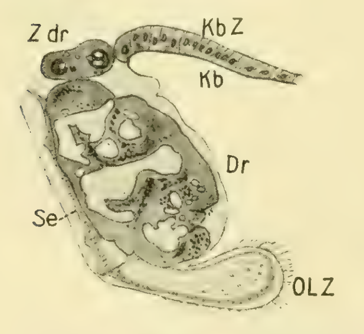
Historisches und eigene Befunde: Es soll nicht Zweck dieser Zeilen sein, alle die einzelnen Angaben, welche sich in der Literatur über dieses Organ finden, wiederzugeben. Denen, die sich darüber näher informieren möchten, habe ich durch eine ausführliche Zusammenstellung der betreffenden Literatur die nötigen Hinweise gegeben.

Wenn man die Oberlippe auf Schnitten (Textfig. 31—33) untersucht, so erkennt man ohne weiteres, daß es sich um ein stark drüsiges Organ handelt. Da die Oberlippe samt ihren Drüsen histologisch noch nicht dargestellt ist, so hielt ich es für angezeigt, dieselbe im Bilde vorzuführen. Wie man auf Textfig. 31 sieht, nimmt

der Drüsenkomplex (*Dr*) den größten Teil der Oberlippe ein. Aus Frontal- (Textfig. 32) und Transversalschnitten (Textfig. 33) geht denn auch deutlich hervor, daß wir es mit zwei großen Drüsenzellen zu tun haben. Schödler (30) beschreibt sie sehr gut als nierenförmige Konglomerate von drüsiger Beschaffenheit. Daß es sich um die Speicheldrüsen handelt, hat er nur vermutet. Ich kann dies aber mit Sicherheit bestätigen. Gelang es mir doch, auf jener, dem Ösophagus zugewandten Seite die Ausmündungen für das Sekret festzustellen (Textfig. 31) und zwar, wie man aus Textfig. 33 sieht, erfolgt die Sekretion auf der ganzen Breitseite der Oberlippe. Nach unten zu ist an der Oberlippe noch eine Art Zipfel ausgebildet (Textfig. 31 *OLZ*). Dieser Zipfel stellt in der Regel die vertikale Verlängerung des



Textfig. 32. Die Oberlippe im Frontalschnitt. Leitz Ok. 3, Obj. 3.



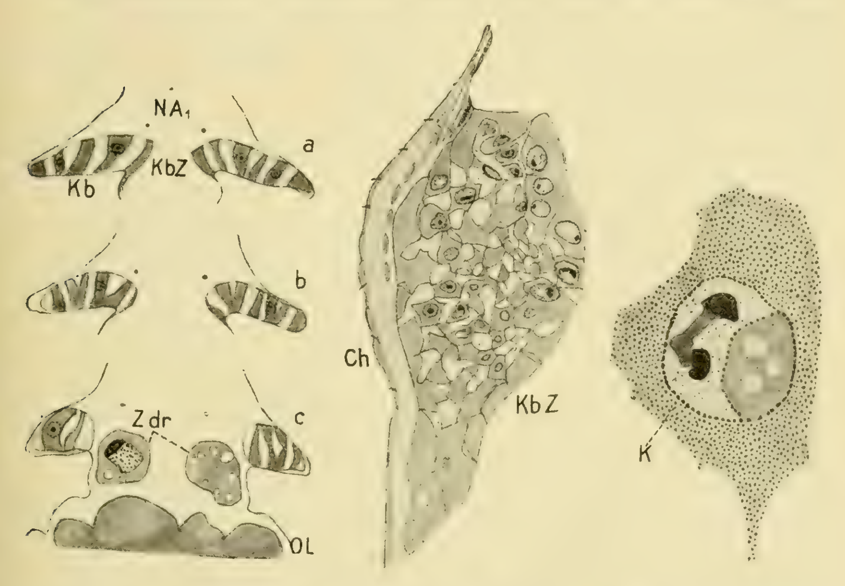
Textfig. 31. Die Oberlippe nebst Vordrüse und Zellkomplex des Kopfbodens (sagittal). Leitz Ok. 3, Obj. 3.



Textfig. 33. Die Oberlippe im Transversalschnitt. Leitz Ok. 3, Obj. 3.

Drüsenteiles dar (s. hierzu Taf. XXIV, Fig. 7), er kann aber auch nach vorn geschlagen werden, wie Textfig. 31 zeigt. An seiner Außenseite ist er mit feinen Börstchen besetzt, die, wie mir schien, von äußerst zarten Nerven innerviert werden [vgl. Samassa (27)]. In seinem Innern findet man Blutkörperchen in Menge. Wie Claus mitteilt, ist dieser Zipfel durch Blutandrang zu einer merklichen Anschwellung befähigt. Die Muskulatur der Oberlippe ist in der Literatur bereits ausführlicher erörtert worden. Es finden sich Ringmuskeln und sogenannte Levatoren, welche ich oben an der Schale zwischen den Leberhörnchen enden sah. Außer den beiden großen Drüsen fand ich aber noch zwei kleinere, über ersteren gelegen. Ich will sie als Vor- oder

Zwischendrüsen bezeichnen. Auch CUNNINGTON scheint solche bei Simocephalus entdeckt zu haben. In Textfig. 31 und 34 (*Zdr*) habe ich sie mit abgebildet. Ihre Drüsennatur steht außer Zweifel. Vermutlich sind es Reservedrüsen. Eine Verbindung mit den beiden großen Drüsenzellen ließ sich nicht nachweisen. Im Zusammenhang hiermit will ich noch eigenartige Zellgruppen besprechen, deren bis jetzt nur RETZIUS Erwähnung tut. Er beschreibt sie als Zylinderepithel mit Cilien. Doch hat er dieses Epithel so flüchtig skizziert, daß man über seine wahre Natur und vor allem über seine Morphologie daraus nichts entnehmen kann. Auf Schnitten fand ich diese



Textfig. 34. Zellkomplex des Kopfbodens im Frontalschnitt. Leitz Ok. 5, Obj. 3.

Textfig. 35. Zellkomplex des Kopfbodens im Transversalschnitt. L. Ok. 3, Obj. 5.

Textfig. 36. Einzelne Zelle aus dem Zellkomplex des Kopfbodens. Leitz Ok. 5, Obj. 8.

Zellen sehr gut erhalten. Um so mehr schien es mir angezeigt, auf diesen Zellkomplex hier mit einzugehen. Er findet sich zu beiden Seiten des Kopfbodens. Textfig. 31 zeigt denselben sagittal geschnitten, wie ihn etwa RETZIUS abbildet. Allein Cilien habe ich nirgends entdecken können. Wie aus der Zeichnung hervorgeht, stößt er unmittelbar an die Vordrüse der Oberlippe. Textfig. 35 zeigt den linken Komplex transversal geschnitten. Aus der Histologie solcher Schnitte konnte ich mit aller Deutlichkeit den drüsigen Charakter dieser Zellgruppen erkennen. In Textfig. 36 habe ich eine einzelne Zelle davon stark vergrößert wiedergegeben. Der große

Kern weist einen peripher gelegenen Nucleolus von bedeutender Größe auf. Bemerkenswert ist die eigentümliche Vakuolisierung in dem letzteren, die für großkernige Drüsenzellen charakteristisch ist. Um eine klare Vorstellung von der Gestalt eines solchen Zellverbandes zu bekommen, habe ich in Textfig. 34 mehrere Frontalschnitte abgebildet, welche zeigen sollen, daß diese Komplexe in ihrem vorderen Teil nach innen zu eine scharfe Kante (34*a*) bilden, je mehr sie aber sich nach hinten zu verjüngen, um so abgerundeter werden ihre inneren Konturen (34*b*, *c*). Welchen Zweck nun diese Komplexe haben, bin ich vorläufig nicht in der Lage, zu beantworten. Meines Erachtens kommen zwei Möglichkeiten in Betracht: Entweder, sie stehen zur Oberlippe in irgend einer Beziehung oder, sie stellen eine Art Reservoir dar, aus dem Material für neues Chitin geliefert wird. Mit den Antennennerven (NA_1), welche über die beiden Komplexe hinweglaufen, scheinen sie nichts zu tun zu haben. Die Form dieser Komplexe dokumentiert sich auch äußerlich in der Form des Kopfbodens. Ich verweise besonders auf Fig. 8 und 9 (Taf. XXIV), von denen letztere den sonst ungewohnten Anblick des Cephalothorax von unten her darstellt. Die näheren Angaben hierzu finden sich im letzten Kapitel (p. 640).

Schalendrüse und Antennendrüse.

Literatur: Leydig 1860. — Klunzinger 1864. — Bronn-Gerstäcker 1866/79. — Dohrn 1870. — Weismann 1874. — Claus 1875. — Grobben 1879 und 1880. — Kowalevsky 1889. — Lilljeborg 1900. — Cunnington 1903. — Fischel 1908. — Langhans 1909. — Rühe 1909. — von Scharfenberg 1910.

Historisches: Bevor ich auf die Literatur eingehe, sei es mir gestattet, die Schalendrüse in ihrem Bau kurz zu skizzieren. Ich verweise deshalb auf Taf. XXIV, Fig. 1 meiner Arbeit. Die beiden Hauptabschnitte dieses Organs bilden das Endsäckchen (*Es*) und der Schleifenteil (*Schl*). Beide stehen durch einen engen Kanal (*Ka*) in Verbindung. Abgesehen von dem schwierig zu erkennenden Kanal zeigen sich am lebenden Tier bald das Endsäckchen, bald der Schleifenteil mit mehr oder minder großer Deutlichkeit. Da über den genaueren Verlauf und, was das Wichtigste ist, über die Ausmündung dieser Schalendrüse außerordentliche Unklarheit herrscht, glaubte ich, auch dieses Organ mit in den Kreis meiner Betrachtungen ziehen zu müssen. Und ich darf wohl sagen, daß die schwierigen Untersuchungen der Mühe wert waren.

Lassen wir nun erst in Kürze die früheren literarischen Darstellungen zu Worte kommen.

Der erste, der sich über den Bau dieser Drüse näher zu orientieren suchte, war LEYDIG (19). In seiner berühmten „Naturgeschichte der Daphniden" liefert er bei den einzelnen Cladocerenspezies von der Schalendrüse Abbildungen, die, soweit ich das beurteilen konnte, im allgemeinen das bieten, was die Profilansicht einer Cladocere hiervon im Mikroskop sehen läßt. Auffälligerweise war ihm das Endsäckchen noch völlig unbekannt. In der Beantwortung der Frage nach der Ausmündung des Schleifenteiles kommt er zu dem Ergebnis, daß „der gewundene Kanal immer in sich blind geschlossen zu sein" scheint. Am Schlusse dieses Kapitels stellt er deshalb die Forderung auf, falls man eine Öffnung als vorhanden annehmen sollte, müsse man sie mikroskopisch demonstrieren. Anderenfalls bleibe er auf seiner Ansicht bestehen. KLUNZINGER (16), der die Schalendrüse von Daphnia longispina untersuchte, beschreibt dieselbe nur als schlingenförmiges Gebilde, kennt also auch kein Endsäckchen. Eine Mündung nach außen ist ihm nach den vorliegenden Konturen nicht denkbar, so daß er demnach die Drüse gleichfalls für blind geschlossen hält. Dagegen beobachtete er richtig, daß die Bündel des Schalenmuskels sich an die Drüsengänge ansetzen. BRONN-GERSTÄCKER (1) gibt in seinen Klassen und Ordnungen des Tierreiches einen allgemeinen Überblick über die Schalendrüse, aus dem ich nur folgendes herausgreifen möchte: Eine Schalendrüse kommt bei allen Branchiopoden mit Mantel vor und zwar in allen diesen Fällen zwischen den beiden Schalenlamellen gelegen. Ihre Ausbildung ist jedoch eine sehr verschiedene. So besteht sie bei Bosmina aus einem einzigen, S-förmig geschwungenen Gang, bei Sida gabelt sich derselbe in zwei Äste, in der Mehrzahl der Cladocerengattungen legt er sich infolge bedeutender Längenausdehnung zu einer oder mehreren Schlingen zusammen (Simocephalus, Scapholeberis, Hyalodaphnia, Polyphemus, Bythotrephes). Einen kleinen Fortschritt bedeuten die Untersuchungen DOHRNS (8). Er hat jenes blasige Gebilde, welches von G. O. SARS als rugose Stelle der Schale beschrieben ist, als drüsigen Sack erkannt, der durch einen engen Kanal mit den eigentlichen Kanälen der Schalendrüse (alias Schleifenteil) kommuniziert. Das Aussehen dieses Sackes schildert er als grünlich-gelb. DOHRN hat also mit Sicherheit drei Partien an der Schalendrüse festgestellt. Außerordentlich gründlich hat WEISMANN (34) an Leptodora hyalina diese Drüse studiert. Das Resultat seiner

Untersuchungen ist folgendes: Bei Leptodora liegt die Schalendrüse zum größten Teil in der Leibeshöhle selbst und zwar im Thorax. Dieses Organ gliedert er zunächst rein topographisch in drei Abschnitte, nämlich in Schalenteil, Thoracalteil, Kopfteil. Funktionell ergibt sich nach ihm folgende Gliederung: Der Drüsenlappen, welcher Wasser ausscheidet, dann die Drüsenschläuche und der Ausführungsgang, welcher Harnstoff absondert. Da bezüglich der exkretorischen Funktion das Organ eine ähnliche Arbeitsteilung aufweist wie die Nieren der Vertebraten, so stellt Weismann die drei genannten Drüsenabschnitte mit jenen der Wirbeltiere in eine Parallele, so daß dem Drüsenlappen entsprechen die Malpighischen Kapseln, den Drüsenschläuchen die Tubuli contorti und der Ausmündung die Tubuli recti. In einer besonderen Abhandlung sucht Claus (2) das Problem der Schalendrüse zu lösen. Den Anfangsteil bezeichnet er als ampullenförmiges Säckchen. Er betont, daß diese Ampulle nicht etwa eine Anhangsbildung eigener Art sei, sondern ein integrierender Teil des Drüsenganges, nämlich der blindgeschlossene, erweiterte obere Abschnitt desselben. Am Schleifenteil (von Daphnia magna) unterscheidet er wiederum eine Innenschleife (auf meiner Taf. Fig. 1 I + II), eine Außenschleife (IV + III), eine Nebenschleife (VI + V) und eine Endschleife (ich nenne diesen Abschnitt Harnblase). Über die Ausmündung bemerkt er, daß die Endschlinge in der Tiefe am unteren Rande des Säckchens hinzieht und unterhalb desselben mittels kürzeren oder längeren Querganges an der Ventralseite ausmündet. Obgleich er bei Moina, Daphnia pulex, Simocephalus und Ceriodaphnia keine Öffnung der Schalendrüse mit einzeichnet, so scheint es mir doch immerhin glaubhaft, daß er die Öffnung wirklich gesehen habe, somit also im allgemeinen über Anfang und Ende der Drüse Bescheid weiß. Jedoch die genaueren Angaben, wo dieselbe ausmündet, bleibt auch er schuldig. Bestimmtere Mitteilungen liefert erst Grobben (10) in seiner exakten Arbeit über die Entwicklung der Moina rectirostris. Nach ihm soll sich an der Spitze der zweiten Maxillen eine Öffnung finden, die er als die Ausmündung der Schalendrüse bezeichnet. Gleiche Verhältnisse wie bei Moina will er auch bei Daphnia pulex und Sida beobachtet haben. Als weiteres neues Moment kommt hinzu, daß er an dem hinteren, dorsalwärts gehenden Schleifenteil noch einen nach abwärts gebogenen Abschnitt entdeckt hat, welcher bis in die Gegend des Herzens reicht. Grobben nennt ihn „dorsale Nebenschleife“ (nicht zu verwechseln mit jener von Claus, welche ventral liegt!).

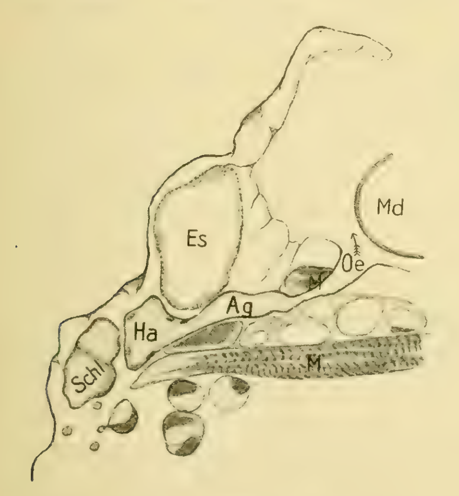
Während sie bei Moina kurz ist, zeigt sie sich von ansehnlicher Länge bei Daphnia pulex und magna, sowie bei Simocephalus. — Von der Antennendrüse, die er der Kopfniere der Würmer als homolog erachtet, kann er nur berichten, daß sie hier nicht vorhanden sei. Ein Jahr später läßt er eine Abhandlung folgen, welche ausschließlich von der Antennendrüse handelt. In seiner Schlußbetrachtung kommt Verfasser zu dem Ergebnis, daß Antennen- und Schalendrüse in ihrem Bau übereinstimmen; er hält beide für homolog. — KOWALEVSKY (17) weist an dem verschiedenen Verhalten gegenüber Farbstoffen nach, daß eine Zweiteilung der Exkretionsorgane bei niederen Tieren ebenso existiert wie bei Wirbeltieren. LILLJEBORG (20) beschreibt nur ganz allgemein die Lage der Schalendrüse im Gesamtorganismus der Cladoceren. CUNNINGTON (7) kehrt in seinen Daphnidenstudien mehr die histologische Seite hervor. Er schildert die secernierenden Zellen der Endblase von kugeliger Form, bemerkt, daß sie sich im Kanal stark abflachen, und schließlich an der Ausmündung wieder größer werden. FISCHEL (9) versteht merkwürdigerweise unter Schalendrüse nur den sogenannten Schleifenteil; denn das Endsäckchen der Schalen- und der Antennendrüse sind für ihn Drüsen unbekannter Natur. Welche Rolle ihnen zuzuschreiben ist, läßt er dahingestellt. Jedenfalls beschließt er sein Urteil hierüber mit den Worten: Wir können sie vorderhand als Drüsen auffassen, die jedoch keinen Ausführungsgang besitzen, also Drüsen mit innerer Sekretion darstellen. Daß FISCHEL zu diesem auffälligen Resultat gelangen konnte, erklärt LANGHANS (18) damit, daß nach Vitalfärbung dieser Kanal durch den Kontrast der dunkelgefärbten Granula verdeckt wird. Ich habe mich selbst davon überzeugt, daß dem so ist. LANGHANS (18), der auch Vitalfärbungen (u. a. an Daphnia magna) vornahm, hat denn sicher nachweisen können, daß jene beiden Drüsen FISCHELS nichts anderes sind als die Endsäckchen der Schalen- und Antennendrüse. Im übrigen vermutet LANGHANS sehr richtig, daß die Antennendrüse (bei Daphnia magna) nur noch einen rudimentären Charakter habe. — RÜHE (26) hat bei Simocephalus vetulus die Antennendrüse mit Sicherheit nachweisen können. Er schildert sie als ein länglich-ovales Gebilde, das (nach der Zahl der Granula) aus sieben bis zehn Zellen besteht. Sie liegt dicht unter der Cuticula, dorsal von der Anheftungsstelle der Mandibeln. Dagegen hat er bei Daphnia pulex überhaupt keine finden können. Schließlich ist noch von SCHARFENBERG zu nennen. Er findet, daß man das Endsäckchen (NB. er nennt das

der Antennendrüse, meint aber, wie aus seiner Abbildung deutlich hervorgeht, das der Schalendrüse) auch ohne Färbung sehr gut sehen kann, und zwar bei hungernden und andererseits bei älteren Tieren. Indem ich mich nunmehr den

eigenen Befunden zuwende, möchte ich vorher kurz folgendes bemerken. Nach GROBBEN (10) wird die Schalendrüse aus dem Mesoderm gebildet, stimmt also ihrer Entstehungsweise nach mit den Nieren der Anneliden überein. Wie man aus BRONN-GERSTÄCKER (1) ersieht, findet sich die niedrigste Stufe ihrer Entwicklung in der zweiklappigen Schale der Ostracoden repräsentiert. Den höchsten Grad der Ausbildung erreicht sie bei den Euphyllopoden (Apus). Die Cladoceren nehmen eine Zwischenstellung unter diesen beiden Fällen ein. Innerhalb ihrer Familien zeigt sich ebenfalls eine starke Differenzierung in der Ausbildung dieser Drüsen. Um nun über die Verhältnisse bei Daphnia magna ins Klare zu kommen, wandte ich dreierlei Methoden an, nämlich die Vitalfärbungsmethode, die Herstellung von Schnittserien und das Herauspräparieren der Drüse. Letzteres mußte ich aber nach mehrmaligen mühevollen Versuchen als völlig unmöglich aufgeben. Weit nutzbringender war dagegen die Vitalfärbungsmethode, auf die ich aber erst weiter unten näher eingehen will. Die beste und, wie ich glaube, auch die überzeugendste Art ist die, an der Hand vollständiger Schnittserien die Drüse in ihrem Verlauf und histologischen Verhalten zu verfolgen. Ich habe deshalb auch einige Schnitte von der Drüse im Bilde dargestellt, um so dem Leser am besten eine Vorstellung von dem ganzen Verlauf der Drüse zu geben. Bei dem Studium dieses Organs habe ich nun folgendes ermitteln können:

I. Gliederung, Form und Lage: Die Schalendrüse beginnt mit dem sogenannten Endsäckchen (Taf. XXIV, Fig. 1 *Es*). Dieses Endsäckchen zeigt die Form eines Rechteckes mit abgerundeten Ecken, wie dies schon FISCHEL ganz richtig beschreibt. Es liegt fast in der Mitte des ganzen Drüsenkomplexes und in Frontansicht gesehen etwa in Höhe der Mandibeln (vgl. hierzu Textfig. 37). An seiner Ventralseite geht von ihm ein Kanal (Taf. XXIV, Fig. 1 *Ka*) ab, der sich infolge außerordentlicher Kürze und geringen Durchmessers sehr leicht dem Auge des Beobachters entzieht. Dieser Kanal stellt die Verbindung zwischen Endsäckchen und dem sogenannten Schleifenteil her. Ich unterscheide an diesem wiederum eine Hauptschleife (*Schl*) und eine Nebenschleife (*Neschl*). Die Form der Hauptschleife ist durch drei Schlingen be-

dingt, die sich derart aneinander legen, daß man von oben nach unten sechs Gänge zählen kann. Ihrer Lage nach bildet diese Hauptschleife den vorderen, ventralen Abschnitt des Schleifenteils. Die Form der Nebenschleife, welche, wie Fig. 1 (Taf. XXIV) zeigt, lediglich die Fortsetzung der Gänge II und III darstellt, ist in der Hauptsache durch eine einfache Schlinge charakterisiert. Der Lage nach bildet sie den hintersten, dorsalen Teil der Drüse. Wie die Gänge des Schleifenteiles vom Kanal aus aufeinander folgen, sollen außer den römischen Ziffern die roten Pfeile andeuten. Wie man daraus sieht, steigt Gang VI dorsalwärts hinter dem Kanal in die Tiefe hinab, um sich dort nicht unwesentlich zu erweitern. Diesen Teil habe ich als Harnblase (*Ha*) angesprochen. Ihre Form hat nichts



Textfig. 37. Frontalschnitte durch die Schalendrüse. Leitz Ok. 5, Obj. 3.

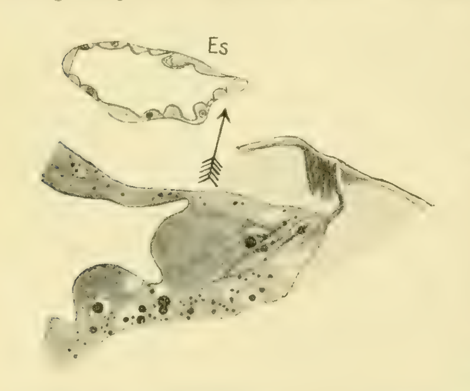


Textfig. 38. Transversalschnitt durch die Schalendrüse. Leitz Ok. 1, Obj. 3.

besonderes an sich. Sie schmiegt sich dem Endsäckchen unten ziemlich dicht an (Textfig. 37). Unter dem Endsäckchen verjüngt sie sich zu dem Ausführungsgang (*Ag*). Es ist dies ein im allgemeinen ziemlich gerade verlaufender Kanal, dessen Durchmesser sich fast überall gleichbleibt. Er zieht zwischen Bindegewebe und Schalenmuskulatur hindurch. Seine Öffnung konnte ich mit Bestimmtheit an der Basis des zweiten Kiemenfußes nachweisen, welche in Höhe der Maxillen liegt (Textfig. 38).

Übrigens hat auch GROBBEN, wie ich bereits oben erwähnte, die Ausmündung der Schalendrüse bei Moina fast an gleicher Stelle gefunden, nämlich an der zweiten Maxille. Was CLAUS (in diesem Punkte) anbetrifft, so verweise ich auf die oben gegebene historische Zusammenstellung. Von GROBBEN will ich nur noch hinzufügen, daß er sowohl bei Moina wie bei anderen Spezies eine Nebenschleife vorfand. Er vermutet, wie es scheint, mit Recht, daß der Besitz einer solchen dorsalen Nebenschleife an der Schalendrüse eine eigentümliche Bildung aller der Familie der Daphniden angehörigen Cladoceren ist.

II. Histologisches: Wir beginnen mit dem Endsäckchen. Es gelang mir, dasselbe auch auf Sagittalschnitten unversehrt zu erhalten. Textfig. 39 (oben) zeigt das Endsäckchen bei 80facher Vergrößerung. Man sieht Zellen von mehr oder weniger halbkugeliger Form gegen das Lumen hin vorspringen. Daß die ganze Blase damit ausgekleidet ist, konnte ich nach den übrigen Schnitten beurteilen. Es ist dies auch ohne weiteres einleuchtend, wenn man einen Frontalschnitt (Textfig. 37) betrachtet. Bei stärkerer Vergrößerung (Textfig. 39, unten) fand ich, daß diese Kalotten, wie ich sie kurz nennen will, in ihrem dem Lumen zugewandten Teil eine ziemlich gleichmäßige, sehr feinkörnige Granulierung zeigten. In diesem Teil liegen gewöhnlich, wenn auch sehr spärlich, die Kerne. Während nun dieser Teil von der Farbe [Heidenhain][1] ziemlich intensiv gefärbt war, bilden die Basen der Kalotten in ihrer Gesamtheit einen hellen, fast nicht gefärbten Saum. In diesem Saum, der also den Umriß des Endsäckchens beschreibt, fand ich vollkommen gleichmäßig dunkel gefärbte Kügelchen von sehr verschiedener Größe. Vielleicht sind es Ausscheidungsprodukte. Jedenfalls sind sie für das Endsäckchen sehr charakteristisch. Außerdem fanden sich bald mehr, bald weniger scharf abgehoben hellere

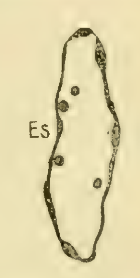


Textfig. 39. Endsäckchen, oben schwach vergrößert. Leitz Ok. 3, Obj. 3; darunter stärker. Leitz Ok. 5, Obj. 6.

1) Konservierung mit Sublimat.

Flecken, die ich für eine Art Vakuolen halte. Bisweilen konnte ich auch im Innern des Endsäckchens, also frei in dessen Lumen liegend, kugelige Gebilde finden. Auf den ersten Blick machen sie den Eindruck von Blutkörperchen (Textfig. 40). Obwohl ich über ihre Deutung völlig im Unklaren bin, habe ich trotzdem eine kleine Skizze beigefügt.

Mit dem Übergang des Endsäckchens in den Kanal und Schleifenteil ändert sich naturgemäß auch wesentlich die Beschaffenheit des Wandbelages. Das Zellplasma zeigt mehr homogenes Aussehen. Selbst feinste Granulierung konnte ich nicht erkennen. Kerne, die äußerst spärlich auftreten, sind in die Länge gezogen und heben sich meist scharf ab. Eine gewisse Gesetzmäßigkeit an dem Wandbelag der Gänge glaube ich darin erblicken zu können, daß meist auf der Seite der Gänge, welche nach dem Innern des Tieres gelegen ist, der Zellbelag breiter war als auf der gegenüberliegenden, nach außen gerichteten Seite. Hiermit hängt es offenbar auch zusammen, daß man an den inneren Wandungen in der Regel viel mehr Kerne finden kann als an den nach außen gelegenen. An dieser Stelle möchte ich eine kurze Bemerkung mit einflechten. Die Drüse, die zum größten Teile zwischen der Schalenduplikatur liegt, wird vollständig von Bindegewebe umgeben. Außerdem treten an sie, eine Art Verankerung bildend, fadenförmige Gebilde heran, die ebenfalls bindegewebiger Natur sind und besonders an dem Schleifenteil in reicher Zahl sich einstellen. — In der Harnblase tritt wieder ein stärkerer Drüsenbelag auf, der sich aber beim Übergang in den Ausführungskanal auf ein Minimum reduziert.



Textfig. 40. Endsäckchen mit Inhalt (unbekannter Natur). Leitz Ok. 5, Obj. 3.

Obwohl ich mir bewußt bin, ein vollkommen klares Bild von dem inneren Bau der Drüse nicht gebracht zu haben, so glaube ich doch, insofern einen kleinen Fortschritt verzeichnen zu können, als überhaupt diese Drüse bisher an der Hand von Schnitten noch nie demonstriert wurde. Es sei mir nun noch gestattet, mit wenigen Worten die

III. physiologischen Vorgänge in dieser Drüse anzudeuten. Was ihre Lage betrifft, so ist sie die denkbar günstigste, um Stoffe, die für den Organismus von keinem weiteren Nutzen sind, aus dem Körper zu entfernen. Einmal sind es die Schalenmuskeln, die unmittelbar an sie herantreten. Übrigens ist dieser Muskeln

meines Wissens in der Literatur nirgends Erwähnung getan. Ferner strebt die Muskulatur der Kiemenfüßchen, nach oben hin konvergierend, gemeinsam der Drüse zu. Mit einem Wort, es ist ihre zentrale Lage, wodurch ihre Wirkungsweise besonders zur Geltung kommt. Umgekehrt dürfte ihre Lage zwischen den Schalenlamellen es mit sich gebracht haben, daß eine besonders rege Blutzirkulation hier stattfindet. Diese Blutfülle ist auch schon Claus (2) aufgefallen. Die Vitalfärbungsmethode, wie sie bis jetzt von Fischel am ausgiebigsten und nicht ohne Erfolg angewandt worden ist, dürfte dazu berufen sein, auch hierin unbedingte Klarheit zu schaffen. Die Versuche, die ich selbst mit Methylenblau anstellte, sind nur insofern beachtenswert, als eine verschiedene Färbbarkeit der Schalendrüse (Endsäckchen grün, das übrige blau) eintrat, aus der man ohne weiteres einen verschiedenen physiologischen Wert für die genannten Teile der Drüse schließen kann. Fischel, der mit einer großen Zahl von Farbstoffen experimentierte, fand, daß die Schalendrüse allen diesen Farbstoffen gegenüber außerordentlich variabel sei. Er berichtet, einmal seien nur sehr kleine, ein anderes Mal mehr oder minder große, schließlich gar keine Granula zu sehen gewesen. Ich glaube aber, daß dieses verschiedene Verhalten nicht von der chemischen Verschiedenheit der Farben allein, sondern von dem augenblicklichen physiologischen Zustand der Drüse abhängt. — In dem zahlreichen, lebend untersuchten Material fand ich eines Tages ein Exemplar, das, ohne irgendwie behandelt zu sein, den Schleifenteil von purpurroter Farbe zeigte, wobei einzelne Stellen besonders dunkel gefärbt waren. Offenbar war diese natürliche vitale „Färbung“ nur ein pathologischer Fall, der meines Erachtens immerhin einiges Interesse beansprucht. Obwohl ich die Kultur daraufhin untersuchte, konnte ich kein weiteres Exemplar mit einer solchen roten Drüse entdecken.

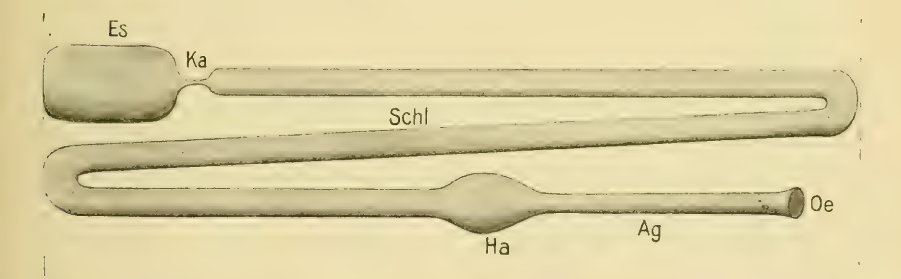
Noch einige Worte über die Antennendrüse! Sie liegt, im Profil gesehen, senkrecht über der Nebenschleife der Schalendrüse und in ziemlich gleicher Höhe mit der Basis der Ruderantenne (Taf. XXIV, Fig. 1 *Ad*). Ihre genauere Lage konnte ich sogar auf Schnitten feststellen und muß sie demgemäß als der konkaven Seite des Darmrohres (natürlich links wie rechts) anliegend bezeichnen. Wie soeben bemerkt, glückte es mir, die Antennendrüse selbst auf Schnitten nachzuweisen (Textfig. 41); wenigstens habe ich diese merkwürdigen Zellformen für das rudimentäre Endsäckchen der Antennendrüse angesprochen. Nach diesen Schnitten sowie aus Vitalfärbungen (mit Methylenblau und Neutralrot) zu

urteilen, kann ich sicher behaupten, daß die Antennendrüse nur aus dem Endsäckchen besteht und nicht, wie man nach LANGHANS [1]) anzunehmen geneigt sein könnte, auch noch aus einem Schleifenteil. Das Endsäckchen zeigt oft mehr oder weniger deutlich die Form eines Dreiecks. Den Schnitten nach zu urteilen muß ich die Antennendrüse für rudimentär halten. Histologisch zeigen die einzelnen Zellen bisweilen sternförmiges Aussehen, der Kern direkt in der Mitte gelegen (Textfig. 41, links). Wie aus dieser Abbildung hervorgeht, sind es Vakuolen, die infolge ihrer Anordnung jene Sternform bedingen. Die Vitalfärbungen gaben weniger gute Aufschlüsse. Die Zahl der Granula betrug in der Regel vier oder fünf, bisweilen ist ihre Menge größer.



Textfig. 41. Zellen der rudimentären Antennendrüse auf Sagittalschnitt. Leitz Ok. 3, Obj. 8.

Als schematisches Übersichtsbild der Schalendrüse habe ich noch Textfig. 42 beigefügt. Hier sind nicht nur die einzelnen



Textfig. 42. Die Schalendrüse auseinandergelegt (Maßstab nach Taf. XXIV, Fig. 54.)

Teile nebeneinander zu sehen, sondern es lassen sich auch ihre Größenverhältnisse (nach Tafel XXIV, Fig. 1 gemessen) leicht daran überblicken. Die punktierten Linien geben die Breite der zugehörigen Schale an, also vom Kiel bis zum vorderen Schalenrand.

---

1) Int. Revue 1909, II, S. 183, Z. 1 und 2.

Integument.

So zahlreich die Literatur ist, die bis jetzt über Cladoceren erschienen ist; so klar und sicher unsere Kenntnisse hinsichtlich der wichtigsten Organe und seiner Funktionen sind, so mangelhaft möchte ich meines Erachtens die Vorstellung nennen, die wir von der Gestalt des ganzen Tieres, von seiner äußeren Morphologie haben. Die vielen Abbildungen von Cladoceren, vor allem von Daphniden sind, wenn ich mich so ausdrücken darf, „Aufriß"-Zeichnungen. Sie geben wohl die äußeren Konturen, aber — von ganz wenigen Ausnahmen abgesehen — bekommt man keinen rechten Begriff von den Körperdimensionen. Aus diesen Erwägungen heraus kam mir der Gedanke, eine Daphnia plastisch darzustellen. Mit Hilfe vollständiger Schnittserien versuchte ich es, ein Wachsmodell von Daphnia magna nach der bekannten Methode Strasser-Born anzufertigen. Dieses Modell habe ich nach Photographien hier zeichnerisch dargestellt (Taf. XXIV, Fig. 6—9). Die Vergrößerung ist ca. 70 fach. Fig. 7 zeigt das Modell von der Seite, für den Mikroskopiker die bekannte Ansicht. Ich mache besonders auf den Kopfboden (*Kb*) sowie auf die Kiele (*Cr*, $PaCr_1$, $PaCr_2$) aufmerksam. Die Ruderantennen (A_2) ist nur in ihren Gelenken plastisch wiedergegeben; die Schale (*Sch*) in ihren ventralen Hälften weggelassen, um Einblick in das Innere zu gewähren. Zu Fig. 6, der Rückenansicht, möchte ich folgendes ergänzend bemerken. Auf den wenigen, plastisch gehaltenen Abbildungen von Cladoceren sind meist nur der Kiel und der Fornix zu sehen. Jedoch bilden Lilljeborg (Daphnia magna) und Klunzinger (Daphnia longispina) neben dem eigentlichen Kiel noch einen Nebenkiel mit ab, den ersten Nebenkiel ($PaCr_1$), wie ich ihn nennen will, da ich außerdem noch einen weiteren, zwischen diesem und dem Fornix gelegenen nachweisen konnte ($PaCr_2$). Fig. 8 stellt die Daphnide von vorn gesehen dar. Sie zeigt vor allem, wie Fig. 6, die außerordentliche Breite des Kopfes, der durch die beiden Fornices bei jeder Cladocerenspezies seine besondere Physiognomie erhält. Auch hier verweise ich besonders auf den Kopfboden (*Kb*), der sich in seiner hinteren Partie nach unten zu in die stark aufgetriebene Oberlippe (*OL*) fortsetzt. Durch Fig. 9 schließlich erhält man von unten her Einblick in die Organisation des Kopfes. Wir sehen oben (in der Abbildung) die Rostrumspitze mit den beiden Tastantennen (A_1), etwas tiefer den Kopfboden (*Kb*), aus dessen Mitte die Oberlippe (*OL*) samt ihrem Zipfel (*OLZ*) entspringt. Nunmehr folgen die

Mandibeln (*Md*) nebst dem Darm (*D*). Die Schale (*Sch*) ist nur insoweit wiedergegeben als sie den Brutraum (*Br*) begrenzt. Erstaunt war ich über die ziemlich getreue Wiedergabe des Kopfes, wie sie SCHÄFFER in seiner Abhandlung vom Jahre 1755 von einem „geschwänzten, zackigen Wasserfloh“ bringt. Er hat die Köpfe so gemalt, daß sie massiv erscheinen und infolgedessen in gewisser Beziehung meinem Wachsmodell sehr ähnlich sehen.

Zusammenfassung.

Wenn ich die Hauptergebnisse voranstehender Mitteilungen noch einmal kurz rekapituliere, so sind es folgende:

1. Das Nebenauge einer Daphnia magna stellt sich dar als ein Komplex von vier invertierten Pigmentbecherocellen, dergestalt, daß ein Augenbecher schräg nach oben gerichtet ist, je einer nach links und rechts und der vierte vertikal nach unten. Sinneszellen kommen dem unteren Becher vier zu, den übrigen je zwei, so daß ihre Gesamtzahl 10 beträgt. Bei stärkster Vergrößerung zeigen sich in diesen Sinneszellen Gebilde, die als Stiftchensäume anzusehen sind. Eigentliche Linsen sind nicht nachweisbar, immerhin bleibt die Annahme der Existenz lichtbrechender Elemente flüssiger Art nach wie vor bestehen.

2. Im Hinblick auf die Ausbildung des Nebenauges scheint innerhalb der einzelnen Cladocerenspezies eine gewisse Beziehung zu dem Hauptauge zu bestehen, und zwar in der Weise, daß mit fortschreitender Differenzierung des Facettenauges das Nebenauge um so mehr reduziert wird. Diese Annahme scheint durch folgende Reihe gerechtfertigt:

Monospilus (nur mit wohlentwickeltem Nebenauge). — Lynceiden (Neben- und Hauptauge fast gleich groß, letzteres mit wenig Kristallkegeln). — Daphniden (Nebenauge viel kleiner als das Hauptauge und mit Vakuolen, Hauptauge mit mehreren Kristallkegeln). — Sida (Nebenauge bereits im Gehirn gelegen, Hauptauge mit zahlreichen Kristallkegeln). — Leptodora (Nebenauge nur in der Frühlingsgeneration, Hauptauge typisches Kugelauge mit äußerst zahlreichen Kristallkegeln). — Polyphemiden (ohne Nebenauge, Hauptauge in Front- und Ventralauge differenziert).

3. Die Frontal- und Nackensinnesorgane sind ihrer wahren Natur nach Drüsenzellen, deren Innervierung direkt vom Gehirn aus erfolgt. Der Umstand, daß sie stets dicht unter der Kopfhülle

liegen und bisweilen mit der Hypodermis direkt kommunizieren, macht es wahrscheinlich, daß sie eine Art Reservoir für das Chitin der Matrixschicht abgeben.

4. An der Tastantenne von Daphnia magna läßt sich außer den neun Tastborsten, welche proximal in Chitinkapseln eingebettet sind, noch eine 10. Tastborste nachweisen. Sie liegt jederseits dicht unter der Rostrumspitze. Eine Chitinkapsel ist hier nicht vorhanden.

5. Der Kopfboden von Daphnia hat jederseits einen Zellkomplex aufzuweisen, der sich von der Oberlippe ab fast bis zur Rostrumspitze erstreckt. Die Zellen sind drüsiger Natur. Welche Funktion ihnen zukommt, muß noch dahin gestellt bleiben.

6. An der Schalendrüse von Daphnia magna lassen sich folgende Abschnitte mit Sicherheit unterscheiden: Das Endsäckchen — der Kanal — der Schleifenteil (Haupt- und Nebenschleife) — eine Harnblase —Ausführungsgang — Öffnung. Die Ausmündung der Schalendrüse findet sich an der Basis des zweiten Kiemenfußes, d. i. in der Höhe der Maxillen.

7. Was die Antennendrüse anbelangt, so muß es als feststehend gelten, daß dieselbe nur aus Endsäckchen besteht, das selbst nur noch in ziemlich rudimentärer Form vorhanden ist.

Literaturverzeichnis.

1) Bronn-Gerstäcker, Die Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. V. Arthropoda, 1. Abt. Crustacea. 1866—79.
2) Claus, C., Die Schalendrüse der Daphniden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXV. 1875.
3) Ders., Zur Kenntnis der Organisation und des feineren Baues der Daphniden und verwandter Cladoceren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXVII. 1876.
4) Ders., Das Medianauge der Crustaceen. Arb. a. d. Zool. Inst., Wien, Bd. IX. 1891.
5) Ders., Über den feineren Bau des Medianauges der Crustaceen. Anz. d. kais. Akad. d. Wiss., Wien. 1891.
6) Carrière, J., Die Sehorgane der Tiere, vgl. anatom. dargestellt. München und Leipzig. 1885.
7) Cunnington, W. A., Studien an einer Daphnide (Simocephalus sima). Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XXXVII. 1903.
8) Dohrn, A., Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden. 3. Die Schalendrüse und die embryonale Entwicklung der Daphniden. Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturwiss., Bd. V. 1870.
9) Fischel, A., Untersuchungen über vitale Färbung an Süßwassertieren, insbesondere bei Cladoceren. Int. Revue d. ges. Hydrob. u. -gr., Bd. I. 1908.
10) Grobben, C., Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie der Phyllopoden. Arb. a. d. Zool. Inst. Wien, Bd. II. 1879.
11) Ders., Die Antennendrüse der Crustaceen. Arb. a. d. Zool. Inst. Wien, Bd. III. 1880.
12) Hérouard, E., Organes frontaux, glande unicellulaire géante et origine du vitellus nutritif chez les Cladocères. Bull. de la société zool. de France, Tome XX. 1895.
13) Hesse, R., Das Sehen der niederen Tiere. Erweiterte Bearb. eines auf d. 79. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte zu Dresden 1907 gehalt. Vortrages. Gustav Fischer. Jena. 1908.
14) Ders., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropoden-Augen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXX. 1901.
15) Ders., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VIII. Weitere Tatsachen, Allgemeines. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXII. 1902.

16) Klunzinger, Einiges zur Anatomie der Daphnien, nebst kurzen Bemerkungen über die Süßwasserfauna der Umgegend Kairos. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XIV. 1864.
17) Kowalevsky, A., Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biol. Centralbl., Bd. IX. 1889.
18) Langhans, V. H., Eine rudimentäre Antennendrüse bei Cladoceren als Ergebnis der Vitalfärbungsmethode. Int. Revue d. ges. Hydrob. u. -gr., Bd. II. 1909.
19) Leydig, Fr., Naturgeschichte der Daphniden. Tübingen. 1860.
20) Lilljeborg, W., Cladocera Sueciae. Nova Acta reg. soc. Sc. Upsal., Vol. XII, serie III. Upsala. 1900.
21) Miltz, O., Das Auge der Polyphemiden. Zoologica, Bd. XI, Heft 28. 1899.
22) Müller, O. F., Entomostraca seu insecta testacea, quae in aquis Daniae et Norvegiae reperit, descripsit et iconibus illustravit. Lipsiae et Hauniae. 1785.
23) Rath, O. vom, Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Crustaceen. Zool. Anz., Bd. XIV. 1891.
24) Redi, Fr., In: Opere di Francesco Redi Gentiluomo Aretino e Accademico della Crusca. Volume Terzo, Milano 1810. (D. Arbeit selbst von 1684.)
25) Retzius, G., Zur Kenntnis des Nervensystems der Daphniden. Biol. Unters. von Prof. Dr. G. Retzius, Bd. XIII, Nr. 13. Stockholm. 1906.
26) Rühe, F. E., Notiz über die Antennendrüse der Cladoceren. Int. Revue d. ges. Hydrob. u. -gr., Bd. II. 1909.
27) Samassa, P., Untersuchungen über das zentrale Nervensystem der Cladoceren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVIII. 1891.
28) Schäffer, J. C., Die grünen Armpolypen, die geschwänzten und ungeschwänzten zackigen Wasserflöhe und eine besondere Art kleiner Wasseraale. Regensburg. 1755.
29) Scharfenberg, U. von, Studien und Experimente über die Eibildung und den Generationszyklus von Daphnia magna. Int. Revue d. ges. Hydrob. u. -gr. Biol., Suppl. II zu Bd. III. 1910.
30) Schödler, J. E., Über Acanthocercus rigidus, ein bisher noch unbekanntes Entomostrakon aus der Familie der Cladoceren. Wiegm. Arch. f. Naturg., Bd. XII. 1846.
31) Spencer, W. K., Zur Morphologie des Zentralnervensystems der Phyllopoden, nebst Bemerkungen über deren Frontalorgane. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXI. 1902.
32) Straus, H. E., Mémoire sur les Daphnia, de la classe des Crustacés Mém. du Mus. d'hist. nat., Tome V et VI. Paris. 1819/20.
33) Swammerdam, Historia Insectorum generalis. Utrecht. 1669.
34) Weismann, A., Über Bau und Lebenserscheinungen von Leptodora hyalina Lilljeborg. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXIV. 1874.

35) WOLTERECK, R., Über Funktion, Herkunft und Entstehungsursachen der sogenannten „Schwebefortsätze“ pelagischer Cladoceren. Festschrift für CHUN. Zoológica. 1913.
36) ZENKER, W., Physiologische Bemerkungen über die Daphniden. Arch. f. Anat., Phys., wiss. Medizin von JOH. MÜLLER. 1851.
37) ZOGRAF, N. VON, Das unpaare Auge, die Frontalorgane und das Nackenorgan einiger Branchiopoden. Berlin. 44 pp., 3 Fig., 3 Tafeln.

Verzeichnis der Abkürzungen.

A = Auge.
A_1 = erste Antenne.
A_2 = zweite Antenne.
Ad = Antennendrüse.
Ag = Ausmündungsgang.
Bl = Blutkörperchen.
Br = Brutraum.
Ch = Chitin (Cuticula).
Chk = Chitinkapseln.
Cr = (Haupt-) Kiel (Crista).
D = Darm.
Dr = Drüse.
Dz = Nährzellen.
E = Enddarm.
Es = Endsäckchen.
Fe = Fettkörper.
Fo = Fornix.
Fr = Frontalorgan.
G = Gehirn.
Go = Ganglion optikum.
Gz = Ganglienzellen.
H = Herz.
Ha = Harnblase.
Hü = Hüllmembran.
I = Intima.
Iz = Isolationszellen, Stützzellen.
K = Kern.
Ka = Kanal.
Kb = Kopfboden.
Kbz = Zellkomplex des Kopfbodens.
$Ki_{1,2,3}$ = Kiemensäckchen des 1., 2., 3. Fußes.
KK = Kristallkegel.
Le = Leberhörnchen.
M = Muskel resp. Muskulatur.
Ma = Matrixschicht (Hypodermis).
Md = Mandibel.
N = Nerv resp. Nervenfasern.
Na = Nebenauge.
Neschl = Nebenschleife.
No = Nackenorgan.
Oe = Öffnung.
Oes = Ösophagus.
OL = Oberlippe.
OLZ = Oberlippenzipfel.
P = Pigment.
$PaCr_{1,2}$ = 1., 2. Nebenkiel (Paracrista).
Pl = Protoplasma.
Pv, s, u = vorderer, seitlicher, unterer Teil (des Nebenauges).
RM = Ringmuskulatur.
Sch = Schale.
Schl = Schleifenteil (Hauptschl.).
Schz = Schaltzone.
Se = Sekret.
St = Stiftchensaum.
T = Tastborsten.
V = Vakuole.
Vr = Vorraum des Auges.
W = papillöse Wucherungen.
Zdr = Zwischen- oder Vordrüse.

Verzeichnis der Tafelfiguren.

Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Vogelbeckens.

Von

N. G. Lebedinsky, Zürich.

Mit Tafel XXV—XXVIII und 138 Figuren im Text.

Vorwort.

Die Anregung zur vorliegenden Arbeit verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. K. HESCHELER. Anfangs beabsichtigte ich nur die ersten knorpeligen Entwicklungsstadien des Vogelbeckens zu untersuchen, um auf diesem Wege die zur Zeit vielerörterte Frage nach der Blutsverwandtschaft der Vögel und der Dinosaurier ihrer Lösung näher zu bringen. Allmählich sah ich mich jedoch genötigt, meine Aufgabe zu erweitern, indem ich auch die Osteologie des erwachsenen Vogelbeckens, sowie spätere Entwicklungsstadien desselben, wenn auch nur beim Huhn, in den Kreis meiner Betrachtung zog.

Vorliegende Arbeit gliedert sich in zwei annähernd selbständige Teile, einen anatomischen und einen embryologischen. Das Nähere über die Aufgaben und den Plan der Untersuchungen findet sich in den Einführungen zu diesen Teilen.

Bevor ich mich der Darlegung der gewonnenen Ergebnisse zuwende, will ich nicht versäumen der Herren, die mir in der einen oder anderen Hinsicht bei der Ausführung der vorliegenden Arbeit behilflich waren, dankbar Erwähnung zu tun.

In erster Linie drängt es mich, meinen beiden hochverehrten Lehrern den Herren Prof. Dr. A. LANG und Prof. Dr. K. HESCHELER, unter deren Leitung die Arbeit ausgeführt wurde, für die vielfache Unterstützung derselben und zuvorkommende Berücksichtigung meiner Wünsche, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

Herrn Geheimrat Prof. Dr. M. Fürbringer in Heidelberg verdanke ich wertvolle Anregungen, die er mir bei einem kurzen Aufenthalt in Heidelberg zuteil werden ließ. Auch dem Vorstand des K. Zoologischen und Anthropologisch-Ethnographischen Museums zu Dresden, Herrn Prof. Dr. A. Jacobi, welcher mir während meines mehrwöchentlichen Aufenthaltes in Dresden das Studium der dortigen reichhaltigen Vogelskelettsammlung in zuvorkommendster Weise gestattete, dem Assistenten am dortigen Museum, Herrn Privatdozent Dr. Th. Mollison, dem ich viele Ratschläge bei der Wahl einer Beckenmessungsmethode verdanke, sowie Herrn Prof. Dr. O. Zietzschmann, Direktor des veterinär-anatomischen Instituts der Universität Zürich, welcher mir mit größter Bereitwilligkeit den in seinem Institut befindlichen Leitzschen Projektionsapparat, sowie das zur Herstellung von Plattenmodellen erforderliche Instrumentarium zur Verfügung stellte und mich in die Plattenmodelliermethode einführte, bin ich zu großem Danke verpflichtet.

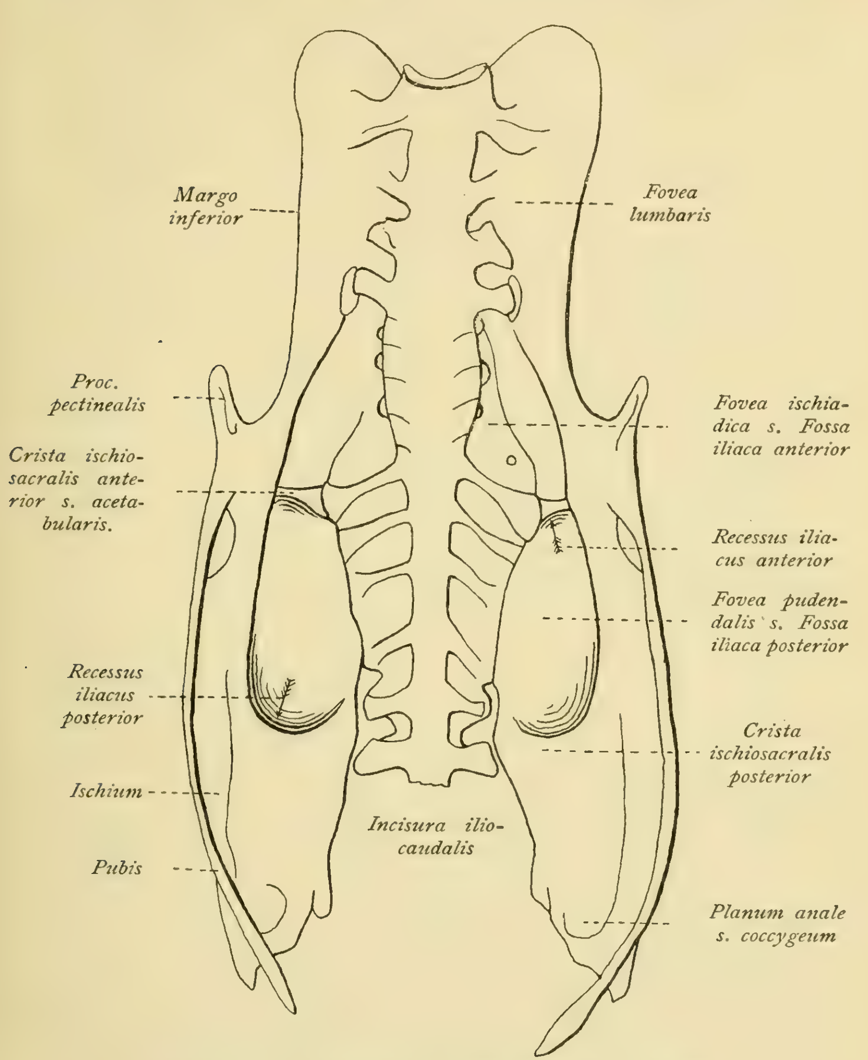
Erster Teil.

Osteologie des Vogelbeckens.

Der osteologische Teil dieser Arbeit ist aus der Erweiterung der anatomischen Einführung entstanden, welche ich der Mitteilung der Ergebnisse meiner ontogenetischen Studien am Vogelbecken vorausschicken wollte. Er sollte dem ursprünglichen Plane nach nur eine kurze Beschreibung des Beckens der Vögel geben, zur Orientierung in der ziemlich komplizierten Terminologie einzelner Teile dieses Knochens.

Bei der Bearbeitung der einschlägigen Literatur fielen mir jedoch manche Lücken in den osteologischen Beschreibungen früherer Autoren auf, was mich zunächst veranlaßte, einiges zur Ergänzung beizutragen. Im Verlaufe der zu diesem Zwecke unternommenen Skelettuntersuchungen drängte sich mir wiederholt die Frage nach der Ursache der enormen Längenausdehnung der Darmbeine, sowie des größeren bzw. kleineren Acetabularabstandes auf. Da mir zur Lösung dieser Fragen die Kenntnis der Lebensweise der Vögel als ausschlaggebend erschien, habe ich mich mit derselben auf Grund der darüber vorliegenden Angaben vertraut zu machen gesucht. Die hierbei erhaltenen Re-

sultate habe ich in Form einer kurzen Übersicht wiedergegeben, die dem in der Ethologie der Vögel nicht Orientierten eine Kontrolle meiner Deduktionen gestattet.



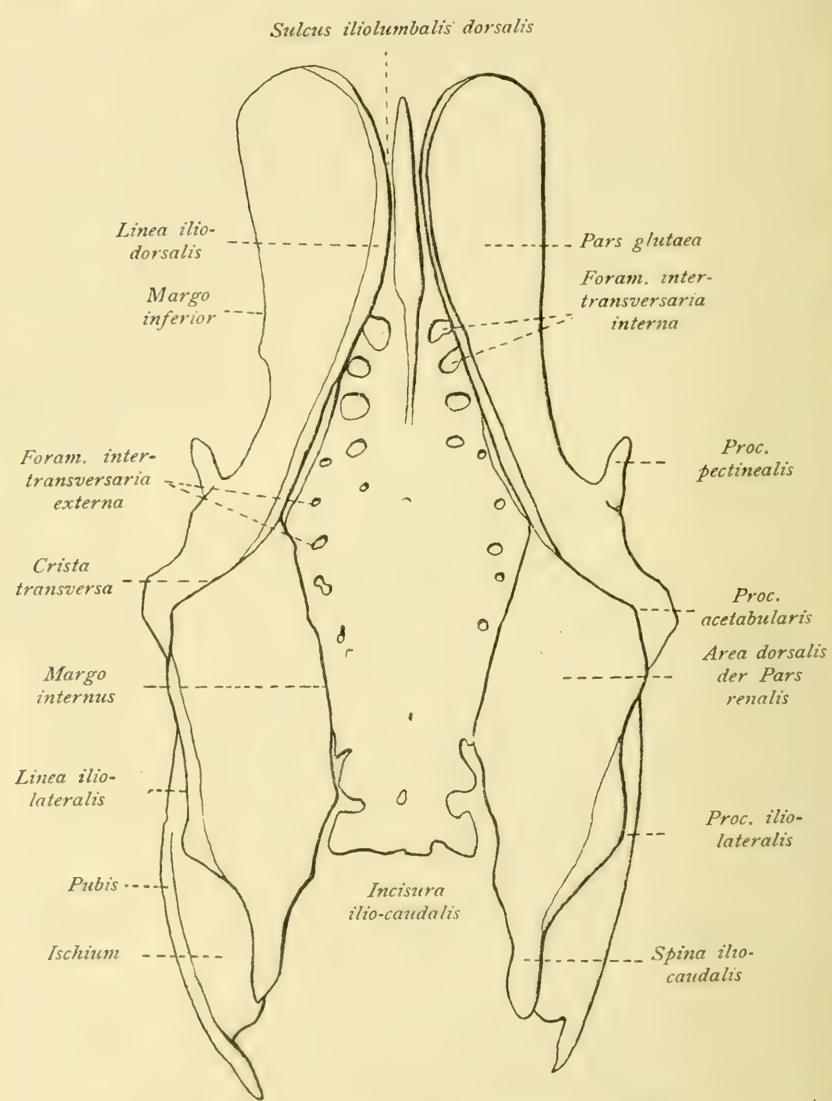
Textfig. 1. Hühnerbecken in Ventralansicht. Schema.

Kapitel I.

Anatomische Beschreibung.

Im folgenden gebe ich eine allgemeine Beschreibung des Vogelbeckens, die neben schon früher bekannten Angaben auch

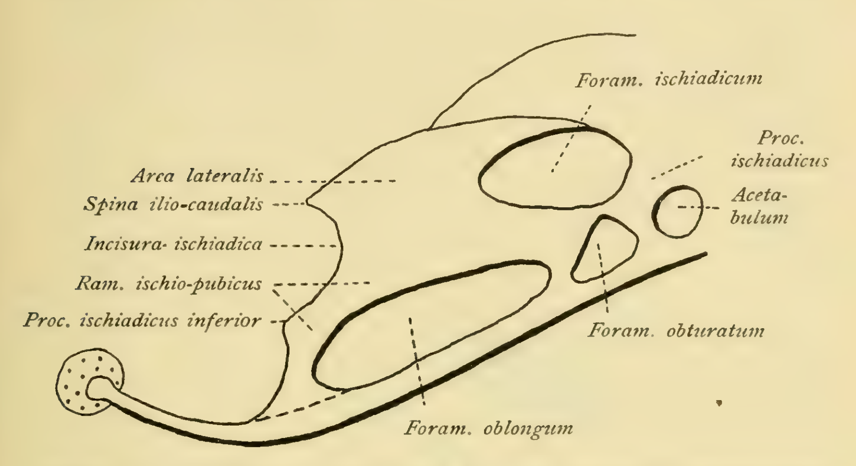
Resultate meiner eigenen Untersuchungen enthält. Meines Wissens gibt es in der Literatur mit einer gleich zu erwähnenden Ausnahme keine zusammenfassende Beschreibung des Vogelbeckens.



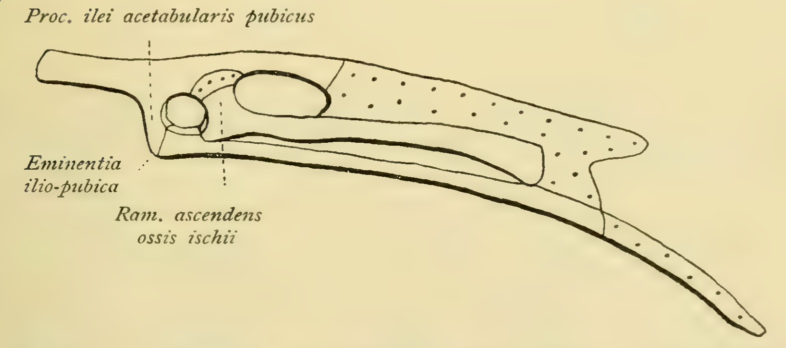
Textfig. 2. Hühnerbecken in Dorsalansicht. Schema.

Nur Selenka in „Bronns Klassen und Ordnungen" (1891) giebt eine solche, konnte jedoch die Terminologie von Gegenbaur (1871), Haij (1887) und anderen begreiflicherweise noch nicht

berücksichtigen, da seine (SELENKAS) Publikation auf 1869 zurückdatiert; sie ist auch für das gegenwärtig Bekannte nicht ausreichend. Nichtsdestoweniger habe ich mich im wesentlichen an die SELENKASche Darstellung gehalten. Des weiteren wurden besonders oft die Veröffentlichungen von GADOW (1893), GEGEN-



Textfig. 3. Picus major. Der hintere Teil des Beckens in Seitenansicht. (Nach Haij, schematisiert.)



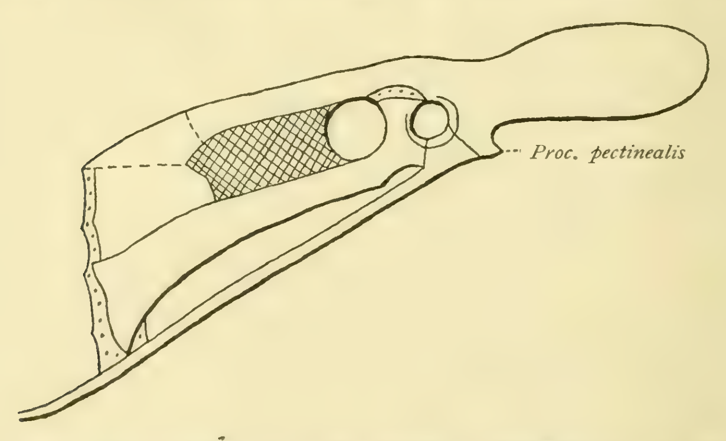
Textfig. 4. Colymbus septentrionalis, juv. Das Becken in Seitenansicht. (Nach Haij, schematisiert.)

BAUR (1871), FÜRBRINGER (1888), MEHNERT (1888) und HAIJ (1887) zu Rate gezogen.

Das Becken (Os pelvis, Os coxae) der Vögel ist charakterisiert durch seine enorme, in keiner anderen Vertebratenklasse, wenn wir von einigen fossilen Reptilien absehen, vorkommende Längenausdehnung. Dazu gesellt sich eine starke Variation dieser Aus-

dehnung, die soweit geht, daß bei ein und derselben Art die Länge des Beckens je nach Alter und Stärke der Individuen um fünf Wirbellängen variieren kann (Selenka).

Das Becken wird von drei Knochen bzw. drei Paar Knochen gebildet, nämlich vom Os ilium oder Darmbein, Os pubis oder Schambein und Os ischii oder Sitzbein. Diese drei Knochen bilden zusammen das nach unten offene Becken, das fast allgemein mit den synsakralen Wirbeln fest verwächst und sehr weit ist. Nur beim Strauß treffen wir ein nach unten zu geschlossenes Becken, indem die Schambeine der beiden Seiten hier zu einem unteren Bogen in der Medianlinie des Körpers verwachsen unter Bildung einer Symphyse, die lange Zeit knorpelig bleibt. Beim

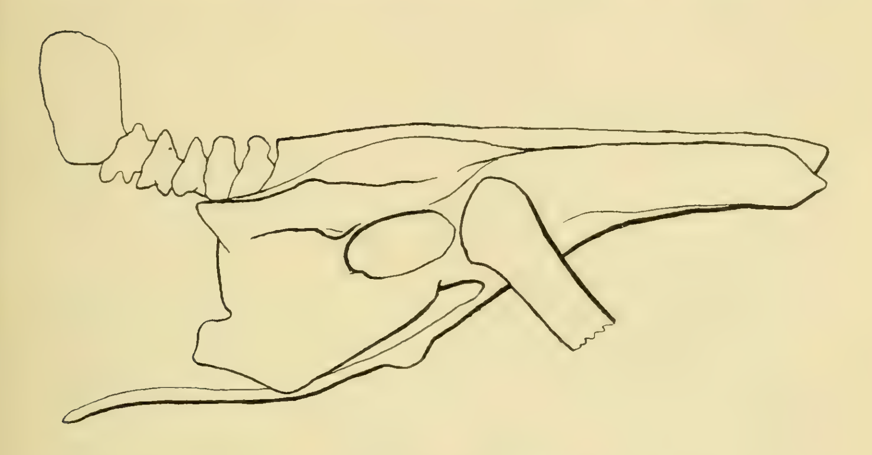


Textfig. 5. Anas boschas, juv. Das Becken in Seitenansicht. Die kreuzweise schraffierte Fläche stellt den erst beim adulten Vogel verknöchernden Teil des zwischen dem Ilium und Ischium ausgespannten Bandes dar. (Nach Haij schematisiert.)

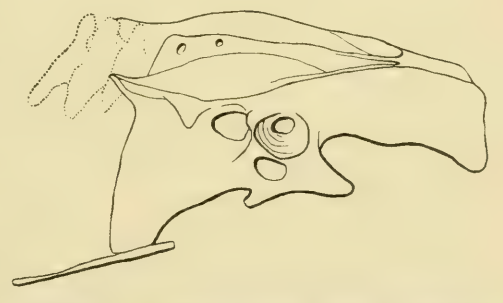
jungen Vogel sind die einzelnen Beckenknochen, welche in der Gelenkpfanne für den Femurkopf, im Acetabulum, zusammentreffen, noch durch größere oder kleinere Knorpelstücke von einander geschieden; mit zunehmendem Alter verschwindet der Knorpel, den wachsenden Knochen weichend; auf späteren Stadien sind zwischen den Knochen nur noch Nähte vorhanden, die schließlich ebenfalls verschwinden. Eine vollständige Synostose tritt ein, so daß das Becken auf jeder Körperseite aus einem einheitlichen Knochen besteht. Außer der Längenausdehnung und dem Offenbleiben des Vogelbeckens charakterisiert dasselbe besonders auch die Lage seiner beiden ventralen Elemente, des Ischium und Pubis, die fast oder ganz parallel zu dem hinter dem Acetabulum gelegenen Teil des Ilium (postacetabularem Ilium) nach hinten

gerichtet sind. Es läßt sich nach MEHNERT (1888) und DAMES (1897) folgende Reihe unter Berücksichtigung der Größe des von Pubis und Ischium einerseits und der Längsachse des Ilium andererseits eingeschlossenen Winkels aufstellen: Archaeopteryx (45°), Apteryx (35°), Struthio, Rhea, Casuarius und Tinamus, Geococcyx und Podiceps.

Der eigentlichen Beschreibung der Beckenverhältnisse schicke ich die Erklärung der beigegebenen Abbildungen voraus. Da,



Textfig. 6. Pteroclis arenarius. Becken in Seitenansicht. (Man beachte die Ausbreitung am unteren Pubisrande.)



Textfig. 7. Turacus meriani Rupp. Becken in Seitenansicht.

wo es sich um Wiedergabe[1]) fremder Abbildungen handelt, sind die Namen der Autoren in folgenden Abkürzungen wiedergegeben: (M) = MEYER, Abbildungen von Vogelskeletten (1897); (H) = HAIJ Jemförande Studier öfver Foglarnes Bäcken (1887); (M.-Edw.) = MILNE-EDWARDS, Recherches etc. . . . (1871); (PARKER) = PARKER, W. K., On the osteology of the Gallin. Birds a. Tinamus (1864). Den Originalzeichnungen ist kein Buchstabe beigesetzt.

1) Alle Abbildungen sind von mir schematisiert.

Figg. 8—95 repräsentieren das postacetabulare Becken in der Seitenansicht.

8 Tinamus robustus (Parker); 9 Rollulus roulroul (M); 10 Bonasa cupido (M); 11 Francolinus lathami (M); 12 Lophortyx californicus (M); 13 Columba cristata (M); 14 Goura coronata (M); 15 Oedirhinus insolitus; 16 Columba tabellaria (M); 17 Didunculus strigirostris (M); 18 Myristicivora luctuosa (M); 19 Syrrhaptes paradoxus; 20 Podiceps griseigena (M); 21 Notornis hochstetteri; 22 Gallinula frontata (M); 23 Aramides cayennensis (M); 24 Thresciornis aethiopicus; 25 Otis tetrax (M); 26 Tringoides hypoleucus (M); 27 Larus marinus; 28 Sterna bergii; 29 Lomvia (Uria) troile (M); 30 Daption capensis (M); 31 Plotus anhinga; 32 Pelecanus onocrotalus (M); 33 Anas boschas; 34 Anser cinereus (M); 35 Mergus merganser (M); 36 Colymbus septentrionalis; 37 Cuculus canorus (H); 38 Guira guira (M); 39 Rhinortha chlorophaea (M); 40 Eudynamis melanorhyncha (M); 41 Polophilus bernsteini (M); 42 Caccomantis virescens; 43 Rhamphastos dicolorus; 44 Chotorhea versicolor; 45 Pteroglossus wiedii; 46 Lepidogrammus cumingi; 47 Caprimulgus europaeus (H); 48 Lyncornis macropterus (M); 49 Halcyon coromanda rufa (M); 50 Coracias garrula (H); 51 Alcedo ispida (H); 52 Buceros rhinoceros; 53 Ceratogymna atrata; 54 Rhytidoceros plicatus ruficollis; 55 Buceros manilae; 56 Dichoceros bicornis; 57 Nestor meridionalis (M); 58 Lorius cyanauchen (M); 59 Eclectus polychlorus (M); 60 Cacatua citrinocristata (M); 61 Lorius lory (M); 62 Cacatua sulphuraea (M); 63 Androglossa ochrocephala (M); 64 Scops monadensis (M); 65 Cephaloptynx punctulata (M); 66 Bubo ignavus (M); 67 Ketupa javanensis (M); 68 Sarcoramphus papa (M.-Edw.); 69 Ibycter australis (M); 70 Nisaetus fasciatus (M); 71 Falco peregrinus (M); 72 Neophron perenopterus (M); 73 Menura superba (H); 74 Jynx torquilla (H); 75 Microstictus fulvus (M); 76 Chrysophlegma miniatum; 77 Troglodytes europaeus (H); 78 Certhia familiaris (H); 79 Sitta europaea (H); 80 Chrysococcyx smaragdineus; 81 Pastor roseus; 82 Schlegelia respublica; 83 Gymnorhina leuconota (M); 84 Hirundo rustica (H); 85 Cypselus apus (H); 86 Tachyphonus coronatus, rechte Seite; 87 Tachyphonus coronatus, linke Seite; 88 Parus major (H); 89 Heteralocha gouldii (M); 90 Fringilla coelebs (H); 91 Alauda arvensis (H); 92 Turdus merula (H); 93 Corvus corone; 94 Paradisea augustae victoriae (M); 95 Passer domesticus (M).

Textfig. 8. Tinamus.

Textfig. 9. Rollulus.

Textfig. 10. Bonasa.

Textfig. 11. Francolinus.

Textfig. 12. Lophortyx.

Textfig. 13. Columba.



Textfig. 14. Goura.



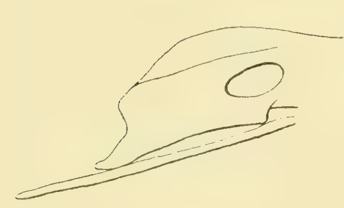
Textfig. 15. Oedirhinus.



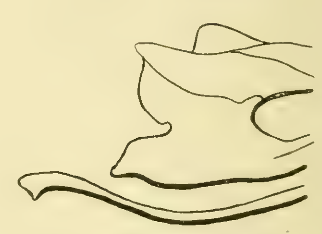
Textfig. 16. Columba.



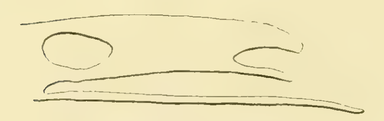
Textfig. 17. Didunculus.



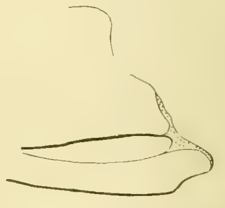
Textfig. 18. Myristicivora.



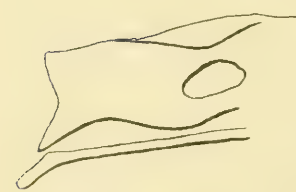
Textfig. 19. Syrrhaptes.



Textfig. 20. Podiceps.



Textfig. 21. Notornis.



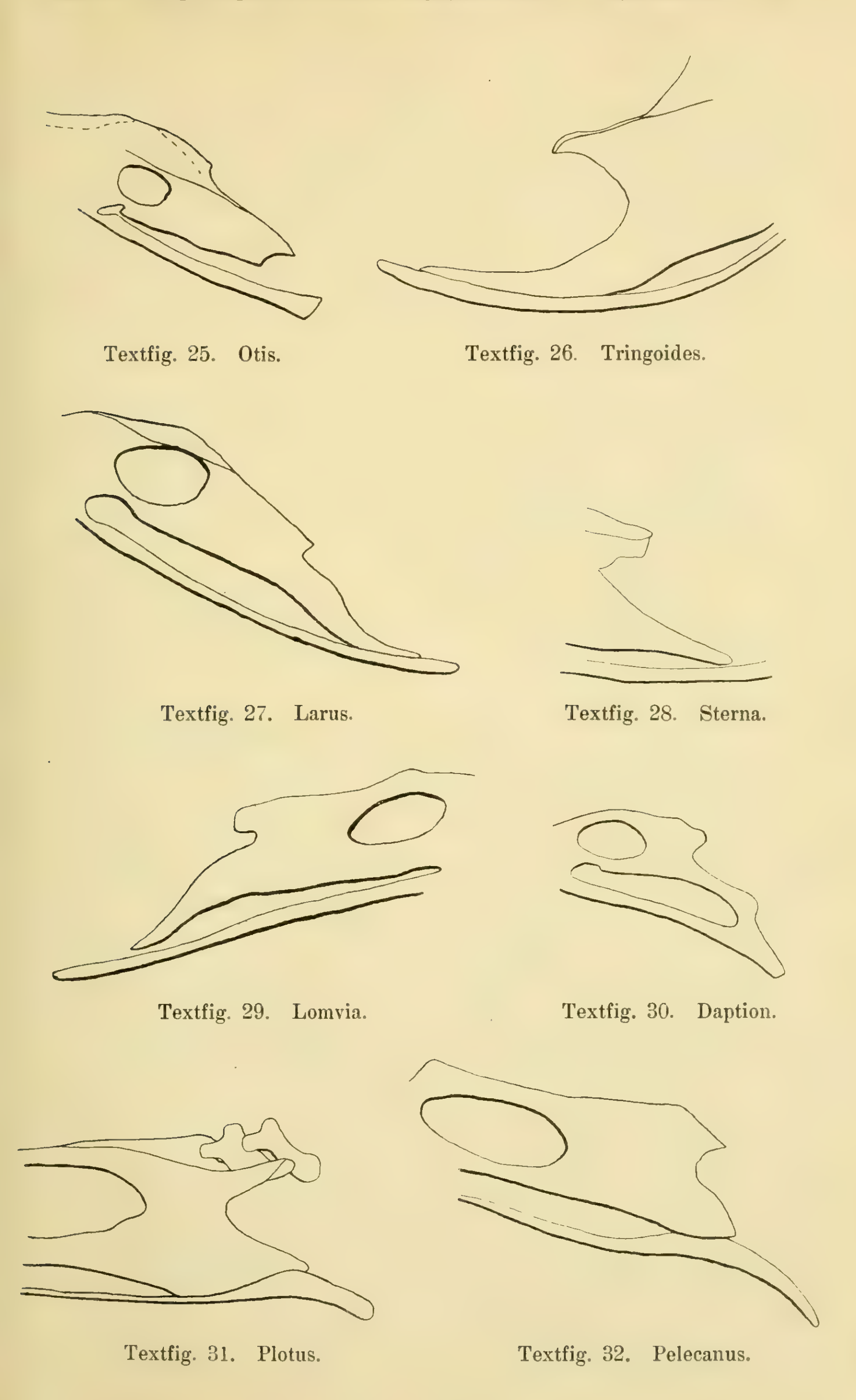
Textfig. 22. Gallinula.



Textfig. 23. Aramides.



Textfig. 24. Thresciornis.



Textfig. 25. Otis.

Textfig. 26. Tringoides.

Textfig. 27. Larus.

Textfig. 28. Sterna.

Textfig. 29. Lomvia.

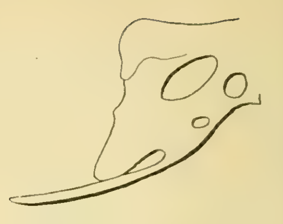
Textfig. 30. Daption.

Textfig. 31. Plotus.

Textfig. 32. Pelecanus.



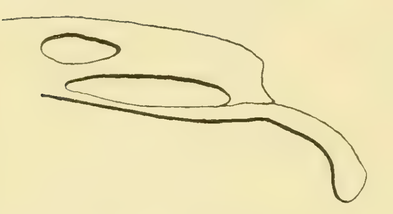
Textfig. 33. Anas.



Textfig. 37. Cuculus.



Textfig. 38. Guira.



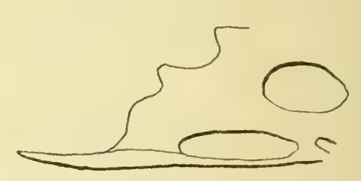
Textfig. 34. Anser.



Textfig. 39. Rhinortha.



Textfig. 35. Mergus.



Textfig. 40. Eudynamus.



Textfig. 36. Colymbus.



Textfig. 41. Polophilus.



Textfig. 42. Caccomantis.



Textfig. 44. Chotorhea.



Textfig. 43. Rhamphastos.



Textfig. 45. Pteroglossus.



Textfig. 46. Lepidogrammus.

Textfig. 47. Caprimulgus.



Textfig. 48. Lyncornis.



Textfig. 49. Halcyon.



Textfig. 50. Coracias.



Textfig. 51. Alcedo.

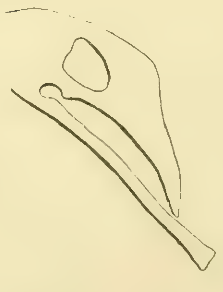
Textfig. 52. Buceros. Textfig. 53. Ceratogymna. Textfig. 54. Rhytidoceros.

Textfig. 55. Buceros. Textfig. 56. Dichoceros. Textfig. 57. Nestor.

Textfig. 58. Lorius. Textfig. 59. Eclectus.



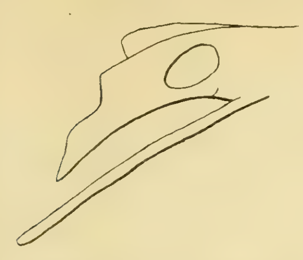
Textfig. 60. Cacatua.



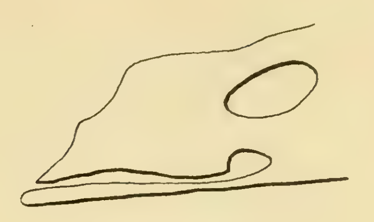
Textfig. 61. Lorius.



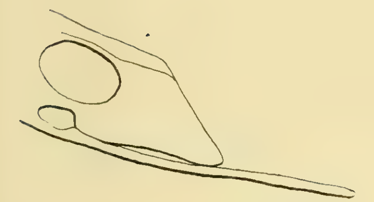
Textfig. 62. Cacatua.



Textfig. 63. Androglossa.



Textfig. 67. Ketupa.



Textfig. 64. Scops.



Textfig. 68. Sarcoramphus.



Textfig. 65. Cephaloptynx.



Textfig. 69. Ibycter.



Textfig. 66. Bubo.



Textfig. 70. Nisaetus.



Textfig. 71. Falco.



Textfig. 72. Neophron.



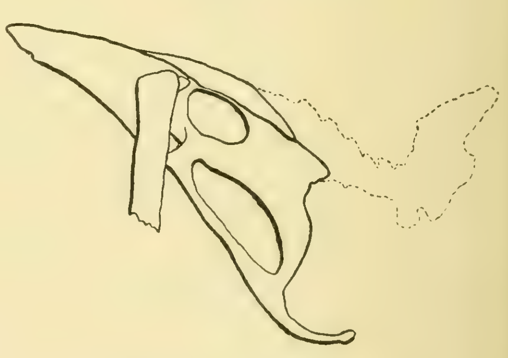
Textfig. 73. Menura.



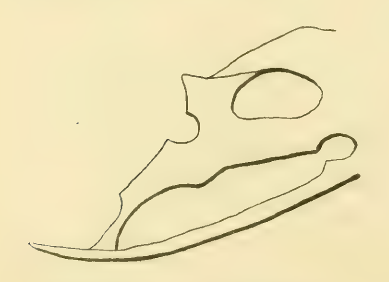
Textfig. 74. Jynx.



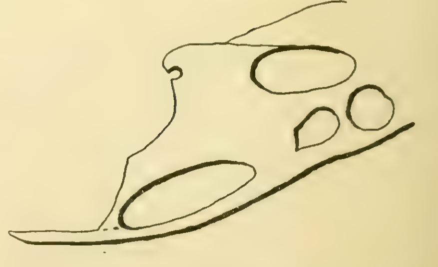
Textfig. 75. Microstictus.



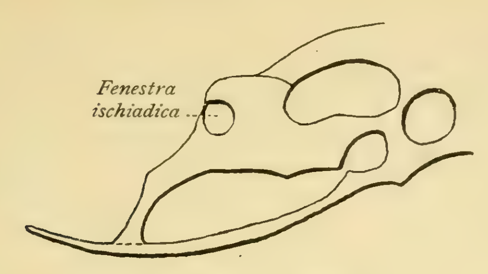
Textfig. 76. Chrysophlegma.



Textfig. 77. Troglodytes.



Textfig. 78. Certhia.



Textfig. 79. Sitta.



Textfig. 80. Chrysococcyx.



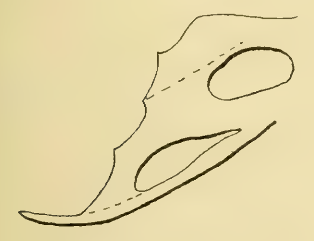
Textfig. 81. Pastor.



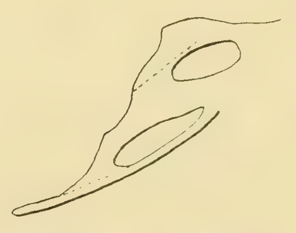
Textfig. 82. Schlegelia.



Textfig. 83. Gymnorhina.



Textfig. 84. Hirundo.



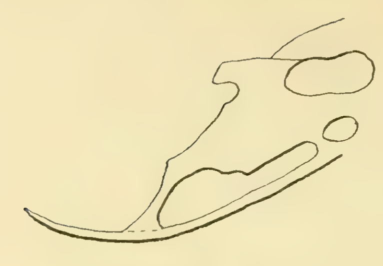
Textfig. 85. Cypselus.



Textfig. 86. Tachyphonus.



Textfig. 87. Tachyphonus.



Textfig. 88. Parus.



Textfig. 89. Heteralocha.



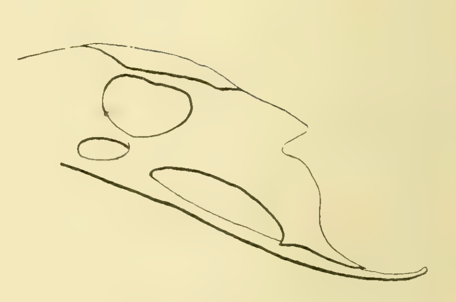
Textfig. 90. Fringilla.



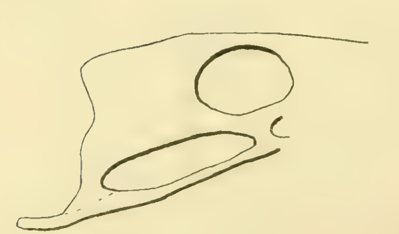
Textfig. 91. Alauda.



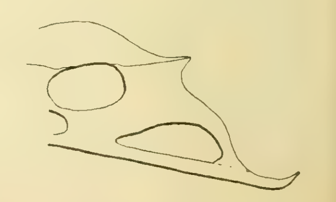
Textfig. 92. Turdus.



Textfig. 93. Corvus.



Textfig. 94. Paradisea.



Textfig. 95. Passer.

Figg. 96—105 illustrieren die Verbindung von Ischium und Pubis.

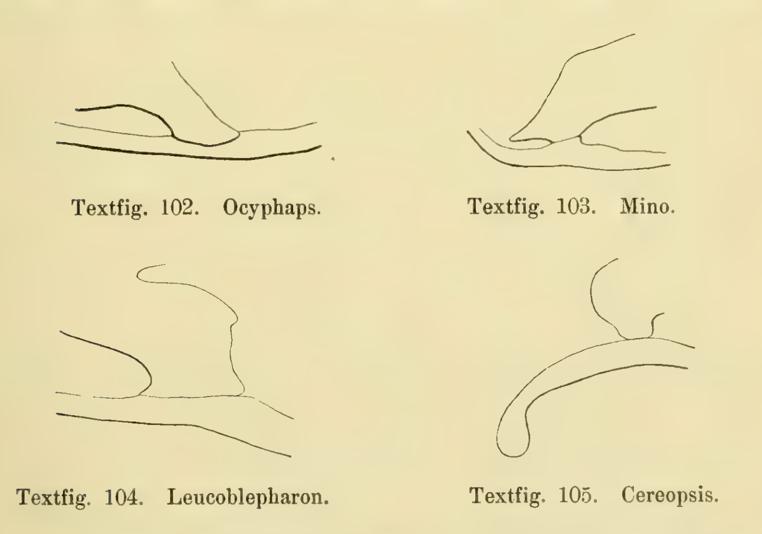
96 Dryocopus bicolor; 97 Tanygnathus luzoniensis; 98 Gallinago scolopacina; 99 Uranornis rubra, rechte Seite; 100 Uranornis rubra, linke Seite; 101 Rhectes holerythrus; 102 Ocyphaps lophotes; 103 Mino dumonti; 104 Leucoblepharon canadensis; 105 Cereopsis novae-hollandiae.



Textfig. 96. Dryocopus. Textfig. 97. Tanygnathus. Textfig. 98. Gallinago.



Textfig. 99. Uranornis. Textfig. 100. Uranornis. Textfig. 101. Rhectes.



Textfig. 102. Ocyphaps. Textfig. 103. Mino.

Textfig. 104. Leucoblepharon. Textfig. 105. Cereopsis.

Figg. 106—109 zeigen die freien Enden von Ischium und Pubis.

106 Dacelo gaudichaudi; 107 Cittura sanghirensis; 108 Halcyon chloris; 109 Eudyptula minor.

Textfig. 106. Dacelo.

Textfig. 107. Cittura.

Textfig. 108. Halcyon.

Textfig. 109. Eudyptula.

Figg. 110—118 geben das hintere Ende des Pubis wieder. 110 Leucoblepharon canadensis; 111 Mergus merganser; 112 Procellaria vittata; 113 Chrysophlegma miniatum; 114 Anas poecilorhincha; 115 Poecilonetta bahamensis; 116 Anas boschas; 117 Podiceps griseigena; 118 Otis tetrax.

Textfig. 110. Leucoblepharon.

Textfig. 111. Mergus.

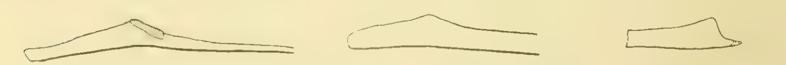
Textfig. 112. Procellaria.



Textfig. 113. Chrysophlegma.

Textfig. 114. Anas.

Textfig. 115. Poecilonetta.



Textfig. 116. Anas.

Textfig. 117. Podiceps.

Textfig. 118. Otis.

a) Os ilium.

Von oben gesehen ist das Ilium durch eine Linea s. Crista transversa in eine vordere Pars glutaea und eine hintere Pars

renalis geteilt. Jene erscheint gewöhnlich von oben konkav, dient zur Insertion der präacetabularen Beckenmuskulatur und bildet den oberen und vorderen Teil des bei den Vögeln zeitlebens offen bleibenden nur durch ein starkes Band geschlossenen Acetabulum. Umrisse, Biegung und Grad der Konkavität des präacetabularen Ilium sind so mannigfach, die Abstufungen dieser Merkmale nicht nur in verschiedenen Ordnungen oder Familien, sondern sogar innerhalb einer und derselben Gattung so zahlreich, daß ich darauf verzichten muß, sei es auch nur in gedrängter Form, sie zu berücksichtigen. Den oberen bzw. medialen Rand des präacetabularen Ilium nennt man Linea iliodorsalis. Diese Linie geht dann weiter kaudalwärts in die Crista transversa (s. weiter unten) über. An der Pars glutaea sind hie und da mehr oder weniger stark ausgeprägte Blutgefäßabdrücke vorhanden. Gewöhnlich beginnen sie in der Mitte des Unterrandes, Margo inferior, des präacetabularen Ilium, verlaufen dann nach allen Richtungen, sich oft verzweigend, wobei sie immer seichter, kleiner und undeutlicher werden. Es seien hier nur einige wenige Beispiele angeführt. Außer bei den Ratiten[1]), bei welchen diese Rinnen oft sehr gut ausgebildet sind, fand ich dieselben bei Plotus anhinga und Cereopsis novae-hollandiae stark entwickelt. Man vergleiche auch die Abbildung des Beckens von Grus australasiana bei Milne-Edwards (1871), Fig. 6, Taf. 74; sehr breit, kurz und an Zahl gering sind diese Abdrücke bei Phoenicopterus antiquorum, schwach und undeutlich erscheinen dieselben bei Otis tetrax, Leucoblepharon canadensis und Psophia crepitans.

Die Partes renales erscheinen von oben konvex, von innen konkav und nehmen die Nieren in die Cava renalia auf. Der innere Rand des Renalteiles des Ilium, der Margo internus, steht mit den Querfortsätzen der hinteren synsakralen Wirbel in Verbindung und geht dann allmählich in eine mehr oder weniger gut entwickelte Spina ilei posterior s. Spina iliocaudalis über. Den zwischen den beiden Spinae iliocaudales gelegenen, die freie Schwanzwirbelsäule austreten lassenden Ausschnitt des postacetabularen Beckens nennt man Incisura iliocaudalis. Je nach

---

1) Der Einfachheit halber verwende ich in dieser Arbeit die taxonomischen Begriffe „Ratitae“ und „Carinatae“, stimme jedoch mit allen neueren Autoren darin überein, daß wir es in diesen Gruppen nicht mit natürlichen, sondern mit künstlichen systematischen Einheiten zu tun haben.

der Anzahl der ins Sakrum übergegangenen Schwanzwirbel ist diese tiefer oder flacher.

Von der Spina iliocaudalis aus verläuft gegen den präacetabularen Abschnitt des Ilium hin eine rauhe, mehr oder weniger scharf ausgeprägte Linie, Linea s. Crista iliolateralis s. Margo externus. Sie ist meistens in der Mitte des postacetabularen Ilium gelegen und scheidet es so in eine dorsale und laterale Fläche, Area dorsalis und Area lateralis, welch letztere bei allen Carinaten, mit Ausnahme von Tinamus, mit dem Ischium verwächst und daher auch Ramus ilioischiadicus genannt wird. Der etwas hinter und über dem Acetabulum gelegene Vorsprung der Linea iliolateralis, Processus acetabularis, deutet die Stelle an, an der diese Linie sich direkt in die Crista transversa fortsetzt. Kranialwärts nähert sich die Crista transversa dem Oberrande des präacetabularen Ilium und fließt schließlich mit diesem in der Linea iliodorsalis zusammen. Zwischen dem Hinterrande des Ilium und der Stelle, an der sich der Processus acetabularis befindet, bildet die Linea iliolateralis zuweilen noch einen weiteren Vorsprung, der auch eine ansehnliche Größe erreichen kann und Processus iliolateralis genannt wird.

Mit dem Ischium schließt der Renalteil des Ilium das Foramen ischiadicum ein, durch welches der Nervus ischiadicus und die Arteria ischiadica hindurchtreten. Vorne sendet der laterale Darmbeinrand den breiten Processus ischiadicus ab, der eine innige Verwachsung mit dem Ramus ascendens ossis ischii (s. weiter unten) eingeht und so das Acetabulum vom Foramen ischiadicum trennt. Länglich bis oval (Breite = 50 % der Länge) ist das Foramen ischiadicum bei Casuarius und Rhea, den Anseriformes, Pelecaniformes, bei vielen Procellariiformes, Lariformes, Alciformes, Columbiformes, ferner bei Tetrao, Agelastes, Lagopus, Pteroclis, Machetes, Numenius, Tringoides, Ciconia, Ajaja, Tantalus, Ardea, sowie bei einigen Psittaciformes, Coraciiformes und Passeriformes; bis ovalrund (Breite = 75 % der Länge) ist das Loch bei der Mehrzahl der Vögel, im besonderen bei sämtlichen Ralliformes, Gruiformes und Strigiformes, bei den meisten Galliformes, Podicipediformes, Colymbiformes, Sphenisciformes, Charadriiformes, Ardeiformes, Accipitriformes, Psittaciformes, Coraciiformes und Passeriformes; bis beinahe kreisrund (Breite = 85 % der Länge) — bei Notornis, Porzana, Falco, Spizaetus, Gypaetus, Conuropsis, Paradisea, Pseudorhectes und Corvus. Vgl. hierzu die Tabelle II.

Verglichen mit der Länge des postacetabularen Ilium haben ein sehr kurzes Foramen ischiadicum die Ralliformes, ferner Psophia, Colymbus, Podiceps, Spheniscus, Otis, Oedicnemus, Gallinago, Phoenicopterus, Turacus und Coracias. Auch einige Columbiformes und Galliformes gehören hierher. Bei allen diesen Vögeln überschreitet die Größe des Foramen ischiadicum 30 % der Länge des postacetabularen Ilium nicht. Ganz allgemein gesagt, zeichnen sich durch ein kleines Foramen ischiadicum aus: Pteroclidiformes, Columbiformes, Ralliformes, Gruiformes, Podicipediformes, Colymbiformes, Sphenisciformes, Lariformes, Alciformes und Ardeiformes, sowie Phoenicopterus. Innerhalb dieser Ordnungen variieren die Dimensionen etwa zwischen 20 % und 40 % der Länge des postacetabularen Ilium. Zwischen 30 % und 50 % schwanken die Maaße der meisten Vögel; folgende Gattungen gehen darüber hinaus: Rhea, Anser, Cygnus, Leucoblepharon, Sula, Buteo, Nyctea, Cerchneis, Ibycter, Psittacula, Neophema, Loriculus, Trichoglossus, Coccothraustes und Loxia. Das Maximum erreicht Casuarius mit 73 %. Hinsichtlich der Einzelheiten verweise ich auf die Tabelle III.

Am präacetabularen Ilium sehen wir einen ventralwärts zum Pubis gerichteten Fortsatz, Processus ilii acetabularis pubicus, der die vordere Umrandung des Acetabulum bildet. Am Becken vieler junger Vögel sieht man in der Acetabularregion einen stumpfen Vorsprung, Eminentia iliopubica, der vom Processus ilii acetabularis pubicus und dem Pubis an deren Verwachsungsstelle gebildet wird. Am Processus ilii acetabularis pubicus befindet sich oft ein Fortsatz, der Processus pectinealis s. Spina iliaca, an dem der Musculus ambiens ansetzt. Die Eminentia iliopubica wurde oft mit der Spina iliaca verwechselt und es ist das Verdienst Mehnerts, diese Verhältnisse klargelegt zu haben. Mehnert fand, daß man die Eminentia iliopubica sowohl bei Vögeln, die eine wohlausgebildete Spina iliaca besitzen (z. B. beim Huhn), als auch bei solchen Formen, die im adulten Zustande keine Spina iliaca haben (z. B. Otis tarda) konstatieren kann. Man vgl. Fig. 4 und 5.

Von unten lassen sich am Becken drei Gruben unterscheiden, nämlich eine vordere, Fovea lumbaris, eine mittlere, Fovea media s. ischiadica s. Fossa iliaca anterior, und eine hintere, Fovea pudendalis s. Fossa iliaca posterior. „Die Fovea lumbaris wird vorn durch die letzten rippentragenden Wirbel, hinten durch den Querfortsatz des letzten Lendenwirbels begrenzt. Die tiefe

Grube, die hinter der Linea arcuata liegt, welche der Querfortsatz des letzen Lendenwirbels mit dem Darmbeinflügel bildet, bezeichnet die Fovea media s. ischiadica, in welcher der Plexus ischiadicus gelegen ist. Im Umfang bietet sie große Verschiedenheiten dar, ist bald nach hinten gut begrenzt (Strix flammea, Alcedo ispida, Ciconia), geht aber in anderen Fällen ohne Abgrenzung in die hintere Grube über (Podiceps, Colymbus, Cuculus canorus). Die Fossa pudendalis, in der auch die hinteren größeren Nierenlappen gelegen, umfaßt zugleich den Plexus pudendohaemor hoidalis, welcher durch den hintersten aus der Fovea ischiadica hervorkommenden Nervenzweig und die kleinen durch die Foramina sacralia der hinteren Kreuzbeinwirbel hervortretenden Zweige gebildet wird. Diese Grube erstreckt sich entweder ohne weitere besondere Abgrenzung bis an das hintere Ende des Heiligbeins, oder der hintere Rand des Foramen ischiadicum des Beckens verlängert sich zu einer mehr oder weniger scharf vorragenden Linie, welche in den geringeren Graden ohne das Heiligbein zu erreichen sich verliert, in den höheren Graden entweder weiter nach hinten oder nach vorn sich bis an den Querfortsatz eines der hinteren Heiligbeinwirbel fortsetzt. In diesem Falle erhebt sich der hinter dieser Linie nach oben am Heiligbein liegende Raum zu einer nach der Abdominalseite hin vorragenden Fläche, welche Planum anale s. coccygeum genannt werden kann" (Selenka).

Die Fovea pudendalis s. Fossa iliaca posterior wird oft hinten deutlich durch eine mehr oder weniger stark vorragende Querleiste begrenzt, welche sich lateralwärts bis zum Ischium erstreckt und nach ihren Endstellen als Crista ischiosacralis bezeichnet wird. Manchmal erstreckt sich nun die Fossa iliaca posterior über die Crista ischiosacralis hinweg in eine blindendigende Höhlung, Recessus iliacus posterior. Sehr kurz und breit ist der Recessus bei Tetrao, bei dem hinter der Crista ischiosacralis noch ein flaches Planum coccygeum liegt. Es wird hier durch einige Kanäle die Kommunikation zwischen der Fossa und dem Planum hergestellt, weswegen die Ischiosakralleiste als ein brückenartiger Vorsprung erscheint. Bei vielen Galliformes, bei Ardea, Grus und vielen anderen ist der Recessus iliacus posterior sehr gut ausgebildet.

Bei Galliformes, sowie bei vielen Gattungen anderer Ordnungen bemerken wir, daß der mit den Querfortsätzen der primären Sakralwirbel sich verbindende Darmbeinteil massiver ist

als die benachbarten Stellen dieses Knochens und manchmal deutlich die Gestalt einer Leiste hat. Unter diese Leiste, Crista ischiosacralis anterior s. acetabularis, welche die Fossa iliaca anterior von der Fossa iliaca posterior scheidet, erstreckt sich zuweilen die letztere Grube in eine kleine Höhle, Recessus iliacus anterior, nach vorn. Nur bei sehr wenigen Vögeln kommt es an der Ventralseite der Darmbeine zu keiner Grubenbildung. Hierher gehören alle Ratitae (mit Ausnahme von Apteryx), Podiceps und Colymbus.

Betrachtet man das ganze präacetabulare Becken von der Dorsalseite, so bemerkt man zwischen den medianen Darmbeinrändern die von unten durch die untereinander verschmolzenen Querfortsätze der vorderen synsacralen Wirbel abgegrenzten Foveae, Sulci, Cava oder auch Canales iliolumbales dorsales. Die Fovea iliolumbalis dorsalis ist dann vorhanden, wenn die Crista ilii niedrig bleibt, sich von den Wirbelquerfortsätzen nur schwach abhebt und so zwischen sich und den Spinae lumbales eine ziemlich breite Grube einschließt (Cypselus, Caprimulgus, Hirundo Alauda, Colius). Indem beiderseits die Crista ilii medianwärts sich stärker erhebt, entsteht eine Rinne, Sulcus iliolumbalis dorsalis (Passeriformes, Alciformes, Sphenisciformes, Colymbiformes). Überwachsen die medialen Darmbeinränder beiderseits die Spinae lumbales und verschmelzen mit diesen oder untereinander über diesen, so daß zwischen den oberen Teilen der Darmbeine einerseits und den Querfortsätzen der synsacralen Wirbel andererseits eine vorn offene, hinten aber geschlossene Höhle entsteht, so sprechen wir von einem Cavum iliolumbale dorsale (Accipitriformes, Psittaciformes, Anseriformes, Ciconiae). Bleibt hingegen auch die hintere Verwachsung aus, so haben wir dann einen Canalis iliolumbalis dorsalis vor uns, dessen vordere Öffnung meistens weiter ist als die hintere. „Weit und ungefähr gleich groß sind vordere wie hintere Öffnungen bei den meisten Hühnervögeln, auch bei Buceros; relativ sehr klein sind die hinteren Löcher bei Strix aluco, Psittacus macao, sehr lange Kanäle mit kleinen hinteren Öffnungen haben Mergus albellus und serrator Anas clypeata, boschas, moschata“ (Selenka). „Die medianen Darmbeinränder lassen immer den größten Teil derjenigen Wirbel, welche die hintere Anschwellung des Rückenmarks enthalten, frei; ja, meistens bleibt auch die ganze Rückseite der hinteren Kreuzbeinwirbel unbedeckt von ihnen. Wenn die medianen Ränder sich aber nach außen und oben abheben von den Spinae sacrales,

mit denen sie verwachsen, so entsteht eine Fovea iliosacra; das zeigt Buceros abyssinicus, Aptenodytes demersa, am deutlichsten Plotus melanogaster“ (Selenka). Ein eigenartiges Verhalten zeigt Podiceps, bei dem ein rautenförmig gestalteter Abschnitt des Synsacrum in der Acetabularregion zutage tritt, während die hinter dem Foramen ischiadicum gelegenen Darmbeinteile über dem Kreuzbein zu einer fast senkrechten Leiste zusammentreten.

Von allen drei Knochen des Vogelbeckens tritt das Ilium allein, mit Ausnahme zweier gleich zu erwähnenden Fälle, mit dem synsakralen Abschnitte der Wirbelsäule in direkte Verbindung; nur bei Casuarius und Struthio treten die Querfortsätze der vordersten synsakralen Wirbel auch mit Ischium und Pubis in Berührung. Die Verbindung der Lumbalwirbel mit den Darmbeinen erfolgt gewöhnlich durch Synostose, die der primären Sakralwirbel sowie der synsacrocaudalen Wirbel durch Synostose oder Sutur. Bei Pinguinen sind die Darmbeine mit der Wirbelsäule überhaupt nicht verwachsen; vorne verbinden sie sich mit den synsacrolumbalen Wirbeln durch die Symphyses iliolumbales, mit dem mittleren größten Teil des synsakralen Abschnittes der Wirbelsäule durch Suturae iliosacrae, mit den Querfortsätzen der letzten synsakralen Wirbel durch Symphyses iliosacrae. Diese bei den übrigen Vögeln nur noch embryonal vorkommenden Zustände bleiben hier zeitlebens erhalten.

Zwischen den untereinander verwachsenen Querfortsätzen der synsacralen Wirbel befinden sich oft eine Reihe von Öffnungen, die Foramina intertransversaria sacralia interna. Die Foramina intertransversaria sacralia externa bilden in breiten Becken jederseits eine zweite äußere Reihe von Öffnungen, die zwischen den äußeren Enden der Querfortsätze und der Verwachsungslinie von Kreuz- und Darmbein liegen, und am besten bei Ardeiformes, Gruiformes, Charadriiformes und Pelecaniformes ausgebildet sind. Zuweilen verschmelzen die äußeren und inneren Öffnungen, wodurch dann die Foramina iliosacralia communia (Aptenodytes, Tringa) entstehen. Mit zunehmendem Alter können alle diese Öffnungen sich stark, bisweilen bis zu völligem Schwunde, reduzieren.

Über die meisten der in der obigen Beschreibung erwähnten Teile des Beckens orientieren die beigegebenen Figg. 1, 2 und 3.

b) Os ischii.

Der hintere Rand und ein Teil des oberen Randes des Acetabulum wird durch das Ischium gebildet. Der kaudalwärts

gerichtete Teil in unmittelbarer Nähe des Acetabulum ist oft schmal und wird dann als Hals des Ischium bezeichnet; gegen das Hinterende nimmt das Sitzbein an Breite allmählich zu.

Bei den meisten Vögeln verwächst das Sitzbein fast in der ganzen Ausdehnung seines Oberrandes, mit Ausnahme der Strecke, welche den Unterrand des Foramen ischiadicum bildet und daher frei bleibt, sehr innig mit dem Unterrande des postacetabularen Ilium, so daß man oft von einer einheitlichen Ilioischiumplatte sprechen kann. „Eine ganz einzige Modifikation zeigt das Becken von Rhea. Die beiden Ossa ischii sind einander so genähert, daß sie fast in ihrer ganzen Länge miteinander zu einer von der Acetabulargegend bis zum Schwanze reichenden Knochenplatte verschmelzen. Die Nieren, mit Ausnahme ihres vordersten Lappens sind durch diese Symphysis ossium ischii in eine Vertiefung eingeschlossen (und von der Bauchhöhle abgeschlossen), die dorsal von dem Sakrum und den Darmbeinen, ventral von den Sitzbeinen begrenzt wird. Die distalen Enden der Sitzbeine verschmelzen mit den ersten Schwanzwirbeln bei noch jungen Individuen. Später wird dann fast die ganze Reihe der zwischen diesen ersten Schwanzwirbeln und dem letzten Sakralwirbel liegenden Wirbel, mindestens zehn an Zahl, vollständig aufgelöst, so daß zuerst nur dünne spongiöse Knochenreste und schließlich nur Nerven und Rückenmark nebst ihren membranösen Scheiden übrig bleiben" (Gadow).

Die allgemeine Form des Ischium zeigt wie diejenige des Ilium große Variabilität. Es ist nicht meine Aufgabe, an dieser Stelle alle Gestaltsveränderungen dieses Knochens zu beschreiben, ich begnüge mich daher mit der Abbildung der am meisten typischen unter derselben. Stabförmig ist das Ischium bei Struthio, Rhea und Casuarius. Bei allen anderen Vögeln erscheint es entweder schmal, so z. B. bei vielen Psittaciformes, den meisten Passeriformes, ferner bei Larus marinus (Fig. 27), Lomvia (Uria) troile (Fig. 29), Tinamus robustus (Fig. 8), Podiceps griseigena (Fig. 20), Goura coronata (Fig. 14) und Columba cristata (Fig. 13), mittelmäßig breit, wie bei vielen Columbiformes bei Pelecanus onocrotalus (Fig. 32), Aramides cayennensis (Fig. 23), Halcyon coromanda rufa (Fig. 49), Coracias garrula (Fig. 50), Alcedo ispida Fig. 51), Pteroglossus wiedii (Fig. 45), Chotorhea versicolor (Fig. 44), Rhamphastos dicolorus (Fig. 43) und Sarcoramphus papa (Fig. 68), oder endlich sehr breit, so bei vielen Galliformes, Accipitriformes und Strigiformes, bei Notornis hoch-

stetteri (Fig. 21), Lepidogrammus cumingi (Fig. 46) und Rhinortha chlorophaea (Fig. 39).

Durch eine weitere Vereinigung des Unterrandes des Ischium mit dem Pubis, gewöhnlich durch einen Fortsatz, Processus obturatorius, hergestellt, wird das kleine Foramen obturatorium s. ovale gebildet; hinter diesem bleibt das Pubis oft frei; dann spricht man von einer Incisura ischio-pubica. Verwachsen dagegen die beiden Knochen ganz hinten noch ein drittes Mal, während die übrigen Strecken ihrer Ränder frei bleiben, so entsteht das sog. Foramen oblongum, welches stets von einem Ligamentum überspannt ist (wie z. B. bei den Trochilidae). Das Foramen ischiadicum wird vom Acetabulum durch den aufsteigenden Ast des Ischium getrennt. Dieser Ramus ascendens ossis ischii bildet den hinteren Teil der Umrandung des Acetabulum, stößt oben an den Processus ischiadicus ossis ilii und bildet mit ihm eine Gelenkfläche für den Trochanter des Femur, Antitrochanter genannt.

Der inneren Fläche des Ischium entlang verläuft oft eine mehr oder weniger starke Leiste, die entweder dem Unter- oder aber dem Oberrande genähert liegt und stellenweise stärker oder schwächer vom umgebenden Knochen sich absetzt. Man vgl. die Abbildungen von Phalacrocorax carbo (Fig. 16, Taf. XXXIII, Larus canus (Fig. 2, Taf. LII) und Phoenicopterus roseus (Fig. 2, Taf. LXXVIII) bei Milne-Edwards (1871) und diejenigen von Mergus serrator (Fig. 10, Taf. V), Carbo cormoranus (Fig. 23, Taf. VII) und Colymbus septentrionalis (Fig. 22, Taf. VII) bei Gegenbaur (1871). Außer diesen Arten weisen eine sehr gut entwickelte Leiste viele Piciformes, sowie Plotus anhinga, Uria troile und Numenius phaeopus auf.

Das Hinterende des Ischium kann oft frei, unverwachsen bleiben oder aber auch eine mehr oder weniger innige Verbindung mit dem Pubis eingehen, hie und da sogar vollständig mit demselben ankylosieren. Hierfür seien nur einige wenige Beispiele erwähnt und durch Abbildungen erläutert:

1. Das Hinterende und der Unterrand des Ischium sind frei. Dieses Verhalten zeigen: Halcyon chloris (Fig. 108), H. coromanda (Fig. 49), Dacelo gaudichaudi (Fig. 106), Cittura sanghirensis (Fig. 107), Alcedo ispida (Fig. 51), Eudyptula minor (Fig. 109), Sterna bergii (Fig. 28), Thresciornis aethiopicus (Fig. 24), Tinamus robustus (Fig. 8), Podiceps-Arten (Fig. 20), Ketupa javanensis (Fig. 67), Sarcoramphus papa (Fig. 68), Colymbus septentrionalis (Fig. 36), Lepidogrammus cumingi (Fig. 46), Otis tetrix

(Fig. 25), Goura coronata (Fig. 14) und Didunculus strigirostris (Fig. 17), ferner viele Psittaciformes (Fig. 57, 58, 61, 63) und Ralliformes (Fig. 23).

2. Das Pubis legt sich auf einer mehr oder weniger langen Strecke dem Unterrande des Ischium an, mit ihm entweder gar nicht oder nur stellenweise, oder endlich im ganzen Verlaufe der Berührungsfläche verwachsend. Dies gilt für viele Galliformes (Fig. 10, 11, 12) und Accipitriformes, sodann für Caprimulgus europaeus (Fig. 47), Plotus anhinga (Fig. 31), Cephaloptynx punctulata (Fig. 65), Scops monadensis (Fig. 64) und Tringoides hypoleucus (Fig. 26).

3. Das Hinterende des Ischium kann das Pubis entweder nur berühren oder aber mit ihm mehr oder weniger innig verwachsen, ohne einen besonderen absteigenden Fortsatz hierzu zu bilden. Dieses Verhalten zeigen: Procellaria vittata, Cuculus canorus (Fig. 37), Gallinago scolopaeina (Fig. 98), Tanygnathus luzoniensis (Fig. 97), Larus marinus (Fig. 27), Pelecanus onocrotalus (Fig. 32), Eclectus polychlorus (Fig. 59), Cacatua sulphurea (Fig. 62), Lyncornis macropterus (Fig. 48), Rhinortha chlorophaea (Fig. 39), Columba cristata (Fig. 13) und Myristicivora luctuosa (Fig. 18), sowie Bucerotidae.

4. Das Hinterende des Ischium ist in einen besonderen Fortsatz ausgezogen. Ramus ischiopubicus s. descendens ossis ischii, der mannigfach gestaltet sein kann und sich entweder dem Pubis bloß anlegt oder mit diesem in innigere Verbindung tritt so bei allen, Passeriformes und Piciformes, ferner bei Rhamphastos dicolorus (Fig. 43), Chotorhea versicolor (Fig. 44), Pteroglossus wiedii (Fig. 45), Polophilus bernsteini, Anser cinereus (Fig. 34), Mergus merganser (Fig. 35), Anas boschas (Fig. 33), A. poecilorhyncha, Cereopsis novae-hollandiae (Fig. 105) und Leucoblepharon canadensis (Fig. 104).

Am kaudalen Rande der Ilioischiumplatte kann man bei vielen Vögeln eine Einbuchtung konstatieren, die auf eine einmal in der Embryogenese (sowie in der Phylogenese) vorhanden gewesene volle Selbständigkeit beider Beckenelemente hinweist, und als Rest einer einst sehr tiefen Inzisur aufzufassen ist. Diese Einbuchtung, Incisura ischiadica, kommt bei den Passeriformes sehr häufig vor und ist hier besonders stark ausgebildet; es kommt hier zuweilen zur Bildung einer Fenestra ischiadica, indem der Hinterrand der Ilioischiumplatte die kreisende Einbuchtung durch Umwachsung von hinten umschließt. Hierzu vgl. Fig. 77, 78 und 79. An dieser Stelle sei noch eines kleinen Fortsatzes,

Tuberositas ischii s. Processus ischiadicus inferior, welcher vom Hinterrande des Ramus ischiopubicus gebildet wird und den meisten Passeriformes zukommt, Erwähnung getan.

In Fällen oben erwähnter Verwachsungen zwischen Ischium und Pubis kommt der Ischiumrand gewöhnlich an den Oberrand des Pubis zu liegen. Es kommt aber auch vor, daß die Berührungsfläche etwas lateral liegt, d. h. die laterale Seite des Pubis wird bis auf eine gewisse Tiefe vom Ischiumrand bezw. Ischiumende überdeckt, so z. B. bei vielen Galliformes, bei Ocyphaps lophotes (Fig. 102) usw. Über den Verlauf der Berührungs- bzw. Verwachsungsfläche zwischen dem Hinterende des Ischium und dem Oberrande des Pubis orientieren genügend beigegebene Abbildungen, von denen Fig. 104 (Leucoblepharon canadensis), Fig. 103 (Mino dumonti) und Fig. 89 (Chrysococcyx smaragdineus) uns den geradlinigen Verlauf der Verwachsungslinie, Fig. 82 (Schlegelia respublica) und Fig. 102 (Ocyphaps lophotes) eine nach unten konvexe, während die Fig. 101 (Rhectes holerythrus), Fig. 86 und 87 (Tachyphonus coronatus), Fig. 99 und 100 (Uranornis rubra) und Fig. 33 (Anas boschas) endlich eine wellenförmige Verwachsungslinie zeigen. Die letztere Art der Verwachsung kommt fast allgemein den Passeriformes zu. Oft kommt es vor, daß auf der einen Beckenseite die Ankylose des Hinterendes des Ischium mit dem Pubis bereits begonnen hat, während auf der anderen Seite davon noch nichts zu sehen ist, insofern hier noch eine deutliche Naht erhalten bleibt. Fig. 86, 87, 99 und 100 mögen das Gesagte veranschaulichen.

Besonders mannigfach verhalten sich die Sitzbeine in bezug auf die Richtung ihrer Hinterenden. Eine Anzahl von Beobachtungen an Skeletten und an guten Abbildungen anderer Autoren ergaben diesbezüglich folgende Resultate:

1. Die Richtung des hinteren Endes des Ischium ist eine mehr oder weniger geradlinige longitudinale Fortsetzung der Mitte des Ischium, wie z. B. bei Accipitriformes (Fig. 11, 71, 69 und 75), Strigiformes (Fig. 66) und Galliformes (Fig. 9, 10 und 12), bei Apteryx, Casuarius, Struthio, Syrrhaptes paradoxus (Fig. 19), Ibis aethiopica (Fig. 24), Myristicivora luctuosa (Fig. 18), Didunculus strigirostris (Fig. 17), Columba tabellaria (Fig. 16), Oedirhinus insolitus (Fig. 15), Aramides cayennensis (Fig. 23), Notornis hochstetteri (Fig. 21), Halcyon coromanda rufa (Fig. 49), H. chloris (Fig. 108), Cittura sanghirensis (Fig. 107), Alcedo ispida (Fig. 51), Coracias garrula (Fig. 50), Lorius cyanauchen (Fig. 58), Nestor

meridionalis (Fig. 57). Cacatua sulphurea (Fig. 62), Plotus anhinga (Fig. 31), Pelecanus onocrotalus (Fig. 32), Podiceps griseigena (Fig. 20), Caprimulgus europaeus (Fig. 47), Lyncornis macropterus (Fig. 48), Lepidogrammus cumingi (Fig. 46), Colymbus septentrionalis (Fig. 36), Cuculus canorus (Fig. 37), Guira guira (Fig. 38), Rhinortha chlorophaea (Fig. 39) und Sterna bergii (Fig. 28).

2. Das Hinterende des Ischium ist dorsalwärts gekrümmt (ascendent) — Tringoides hypoleucus (Fig. 26) und Tinamus robustus (Fig. 8).

3. Das Hinterende des Ischium ist ventralwärts gekrümmt (descendent). Als Beispiele hierfür seien genannt, und zwar für eine geringe Krümmung — Goura coronata (Fig. 14), Eclectus polychlorus (Fig. 59), Androglossus ochrocephala (Fig. 63), Cacatua citrinocristata (Fig. 60), Lorius lory (Fig 61), Uria troile (Fig. 29), Larus marinus (Fig. 27) und Bucerotidae (Fig. 52, 53, 54 und 55), eine mittelstarke — Rhea americana, Columba cristata (Fig. 13), Gallinula frontata (Fig. 22), Caccomantis virescens (Fig. 42) und Pteroglossus wiedii (Fig. 45), eine starke — Cypselus apus (Fig. 85), Alauda arvensis (Fig. 91), Rhamphastos dicolorus (Fig. 43) und Chotorhea versicolor (Fig. 44), eine sehr starke (Ramus ischiadicus) — Polophilus bernsteini (Fig. 41), Eudynamis melanorhyncha (Fig. 40), Mergus merganser (Fig. 35), Anas boschas (Fig. 33), Anser cinereus (Fig. 34), Daption capensis (Fig. 30), Menura superba (Fig. 73), ferner Piciformes und die meisten Passeriformes.

Das hintere Ende des Ischium zeigt sich bei der Mehrzahl der Vögel zugespitzt, seltener läuft es stumpf oder auch abgerundet aus. Auf diesen Punkt gerichtete Beobachtungen lassen sich wie folgt gruppieren:

1. Das Ischium ist in eine sehr lange Spitze ausgezogen. Dies gilt für Tringoides hypoleucus (Fig. 26), Larus marinus (Fig. 27) und Uria troile (Fig. 29).

2. Das Ischium endet spitz, wie bei Cacatua citrinocristata (Fig. 60), Lorius lori (Fig. 61), Coracias garrula (Fig. 50), Alcedo ispida (Fig. 51), Halcyon chloris (Fig. 108), Sarcoramphus papa (Fig. 68), Ketupa javanensis (Fig. 67), Bubo ignavus (Fig. 66), Falco peregrinus (Fig. 71), Bonasa cupido (Fig. 10), Francolinus lathami (Fig. 11), Lyncornis macropterus (Fig. 48), Columba tabellaria (Fig. 16), Oedirhinus insolitus (Fig. 15), Menura superba (Fig. 73), ferner bei Piciformes und Passeriformes (Fig. 81, 83, 86, 91 und 93).

3. Das Ischium endet stumpfspitz, wie bei Didunculus strigirostris (Fig. 17), Myristicivora luctuosa (Fig. 18), Columba cristata

(Fig. 13), Plotus anhinga (Fig. 31), Pelecanus onocrotalus (Fig. 32), Gallinula frontata (Fig. 22), Podiceps griseigena (Fig. 20), Sterna bergii (Fig. 28), Scops monadensis (Fig. 64), Pteroglossus wiedii (Fig. 45), Chotorhea versicolor (Fig. 44), Rhamphastos dicolorus (Fig. 43), Thresciornis aethiopicus (Fig. 24), Androglossa ochrocephala, Eclectus polychlorus (Fig. 59), Lorius cyanauchen (Fig. 58) und Nestor meridionalis.

4. Das Ischium endet stumpf abgerundet, wie bei Struthio, Rhea, Rollulus roulroul (Fig. 9), Notornis hochstetteri (Fig. 21), Aramides cayennensis (Fig. 23), Halcyon coromanda rufa (Fig. 49), Cittura sanghirensis (Fig. 107), Tinamus robustus (Fig. 8), Caccomantis virescens (Fig. 42), Nisaetus fasciatus (Fig. 70), Colymbus septentrionalis (Fig. 36), Cuculus canorus, Guira guira (Fig. 38) und Rhinortha chlorophaea (Fig. 39).

5. Das Ischiumende zeigt stumpfe oder verbreiterte Konturen, wie bei Apteryx, Casuarius, Ibycter australis (Fig. 69), Lepidogrammus cumingi (Fig. 46) und Otis tetrax (Fig. 25).

Einige auf die Variation in der Länge des Ischium der Vögel sich beziehenden Angaben seien zur Vervollständigung des morphologischen Gesamtbildes dieses Knochens noch angeführt. Die Länge des Ischium schwankt zwischen 2,0 bis 7,8 Thw.L.[1]. Kurzes Ischium, bis 4 Thw.L., kommt bei Pteroclidiformes, Ardeiformes, Phoenicopteriformes, Accipitriformes, Strigiformes und Coccyges, ferner bei vielen Coraciiformes, einigen Passeriformes, bei Apteryx, Lagopus, Osmotreron, Porzana, Rallina, Balearica, Eudyptula, Tringoides, Plotus, Pelecanus, Psittacus, Plissolophus und Menura vor. Zwischen 4—6 Thw.L. schwanken die Maße bei den meisten Vögeln: mehr als 6 Thw.L. lang ist das Ischium bei Casuarius, Rhea, Struthio, Otidiphaps, Podiceps, Colymbus, Belonopterus, Numenius, Machetes, Ceratogymna und Colius, sowie bei vielen Anseriformes. Das längste Ischium besitzen Cygnus mit 7,2 Thw.L. und Struthio 7,8 Thw.L. Vergleicht man die Tab. IV und VIII, so ergibt sich, daß die gleichen Ordnungen jeweilen ein Parallelismus in Bezug auf die Länge des Ischium und des postacetabularen Ilium aufweisen, mit anderen Worten, daß die Entwicklung des Ischium mit derjenigen des postacetabularen Ilium im allgemeinen Schritt hält.

1) *Thw.L* = mittlere Thoracalwirbellänge. Über diese Maßeinheit vgl. das weiter unten im Kap. III Gesagte.

c) Os pubis.

Das Pubis ist bei den meisten Vögeln von langer, schmal bandartiger Gestalt, läuft dem Ischium und dem postacetabularen Ilium gewöhnlich beinahe oder auch ganz parallel und biegt sich, vom Acetabulum abgehend, anfänglich etwas lateralwärts, um nachher für gewöhnlich sich wiederum nach innen zu krümmen und so mit dem entsprechenden Element der anderen Körperseite zu konvergieren. Wie bereits erwähnt, treten beim Strauß die Schambeine zusammen und bilden so das geschlossene Becken. Selten verlaufen die beiden Schambeine, wie auch die Sitzbeine, beinahe oder ganz parallel, wie dies z. B. Colymbus, Podiceps, Fulica und Gallinula zeigen. Außer dieser Krümmung, welche für gewöhnlich der Kontur des Rumpfes folgt, unterscheiden wir noch eine Krümmung der Schambeine in der Ebene ihrer Breite. Unbedeutend ist diese Krümmung oder sie fehlt ganz bei Casuarius galeatus, Eudyptula minor, Uria troile (Fig. 29), Bonasa cupido (Fig. 10), Francolinus lathami (Fig. 11), Lophortyx californicus (Fig. 12), Plotus anhinga (Fig. 31), Eclectus polychlorus (Fig. 59), Cacatua citrinocristata (Fig. 60), Cacatua sulphurea (Fig. 62), Lorius lory (Fig. 61), Androglossa ochrocephala (Fig. 63), Gallinula frontata (Fig. 22), Aramides cayennensis (Fig. 23), Halcyon coromanda rufa (Fig. 49), Coracias garrula (Fig. 50), Alcedo ispida (Fig. 51), Chotorhea versicolor (Fig. 44), Pteroglossus wiedii (Fig. 45), Podiceps griseigena (Fig. 20), Chrysophlegma miniatum (Fig. 76), Picus major, Jynx torquilla (Fig. 84), Heteralocha gouldii (Fig. 89), Cypselus apus (Fig. 85), Microstictus fulvus (Fig. 75), Paradisea augustae victoriae (Fig. 94), Passer domesticus (Fig. 95), Ketupa javanensis (Fig. 67), Sarcoramphus papa (Fig. 68), Ibycter australis (Fig. 69), Nisaetus fasciatus (Fig. 70), Neophron perenopterus (Fig. 72), Lyncornis macropterus (Fig. 48), Bubo ignavus (Fig. 66), Cephaloptynx punctulata (Fig. 65), Scops monadensis (Fig. 64), Otis tetrax (Fig. 25), Ceratogymna atrata (Fig. 53), Buceros manilae (Fig. 55), B. rhinoceros (Fig. 52), Dichoceros bicornis (Fig. 56), Guira guira (Fig. 38), Eudynamis melanorhyncha (Fig. 40), Oedicnemus insolitus (Fig. 15), Columba tabellaria (Fig. 16), C. cristata (Fig. 13), Didunculus strigirostris (Fig. 17), Myristicivora luctuosa (Fig. 18), Anas boschas (Fig. 33), Mergus merganser (Fig. 35) und Daption capensis (Fig. 30).

Den meisten Vögeln kommt eine mäßige Krümmung der Schambeine in der Ebene ihrer Breite zu, wie die Abbildungen

der Becken von Rollulus roulroul (Fig. 9), Lorius cyanauchen (Fig. 58), Notornis hochstetteri (Fig. 21), Troglodytes europaeus (Fig. 77), Sitta europaea (Fig. 79), Menura superba (Fig. 73), Certhia familiaris (Fig. 78), Gymnorhina leuconota (Fig. 83), Hirundo rustica (Fig. 84), Tachyphonus coronatus (Fig. 86 und 87), Fringilla coelebs (Fig. 90), Alauda arvensis (Fig. 91), Turdus merula (Fig. 92), Corvus corone (Fig. 93), Falco peregrinus (Fig. 71) und Rhytidoceros plicatus ruficollis (Fig. 54) illustrieren.

Eine recht starke Krümmung kennzeichnet Tinamus robustus (Fig. 8), Cacomantis virescens und Parus major (Fig. 88).

Eine eigenartige Schambeinkrümmung, welche ich als doppelte bezeichnen möchte, findet sich beim Strauß. Der zwischen dem Acetabulum und der distalen Verwachsung des Pubis mit dem Ischium gelegene Abschnitt des Pubis ist, wie bei den meisten Vögeln, nach unten zu konvex, nach oben zu konkav, der hintere Abschnitt dagegen krümmt sich stark abwärts und kranialwärts, so daß eine Art liegendes S zustande kommt. Anklänge an diese Krümmungsform beim Strauß finden sich in denjenigen nicht gerade zahlreichen Fällen, in welchen das Hinterende des Pubis sich ein wenig abwärts krümmt, während die Hauptkrümmung des Schambeins eine typische bleibt. Man vergleiche Syrrhaptes paradoxus (Fig. 19).

Oft verwächst das Pubis in seinem mittleren Abschnitt mit dem ventralen Rand des Ischium; das Maß der Verwachsung ist beträchtlichen individuellen Schwankungen unterworfen (Sterna, Penelope, Aquila). Dieser mittlere Abschnitt kann zeitlebens knorpelig bleiben oder auch ganz fehlen (manche Accipitriformes); dabei bleibt das distale Ende des Pubis gut verknöchert, wie z. B. bei Neophron perenopterus (Fig. 72), und verwächst gewöhnlich mehr oder weniger innig mit dem Ischium.

Bei der Mehrzahl der Vögel bildet das Hinterende des Pubis eine geradlinige longitudinale Fortsetzung seiner Mittelachse. Ein dorsalwärts gekrümmtes Pubisende fand ich bei Dacelo gaudichaudi (Fig. 106), Chrysophlegma miniatum (Fig. 76), Jynx torquilla (Fig. 74), Microstictus fulvus (Fig. 75), Heteralocha gouldii (Fig. 89), Schlegelia respublica (Fig. 82), Passer domesticus (Fig. 95) und Falco peregrinus (Fig. 71). Das Hinterende des Pubis kann auch ventralwärts gekrümmt sein, welches Verhaltenwir bei vielen Anseriformes, so z. B. Cereopsis (Fig. 105), Anas (Fig. 116), Mergus (Fig. 111) und Anser (Fig. 34), ferner bei Gallinula frontata (Fig. 22), Pelecanus onocrotalus (Fig. 32)

und Plotus anhinga (Fig. 31) treffen. Das Hinterende des Pubis besitzt bei den meisten Vögeln entweder eine spitzige Gestalt oder aber läuft stumpf abgerundet aus, ohne eine besondere Verbreiterung zu zeigen. Mit verbreitertem, schräg (von vorne dorsal nach hinten ventral) abgestumpftem Umriß endet das Pubis bei Eudyptula minor (Fig. 109) und Buceros rhinoceros (Fig. 52); eine annähernd kreisrunde Verbreiterung des Hinterendes findet sich bei Leucoblepharon canadensis (Fig. 110), Mergus merganser (Fig. 111), Cereopsis novae-hollandiae (Fig. 105), Procellaria vittata (Fig. 112), Chrysophlegma miniatum (Fig. 113), Schlegelia respublica (Fig. 82), Microstictus fulvus (Fig. 75) und Dendrocopus (Picus) major (Fig. 3). Diesen Formen lassen sich Verbreiterungen von etwas unregelmäßigerer Gestalt anschließen, wie wir solchen bei Poecilonetta bohamensis (Fig. 115), Anas poecilorhyncha (Fig. 114), Anser cinereus (Fig. 34) und Colymbus septentrionalis (Fig. 36) begegnen. Man beachte außerdem die Abbildungen von Plotus anhinga (Fig. 31), Gallinula frontata (Fig. 22), Podiceps griseigena (Fig. 117), Anas boschas (Fig. 116) und Mergus merganser (Fig. 111).

Oft ist am Pubis die Ansatzstelle für den hinteren Fortsatz des Ischium deutlich markiert; äußerst selten dagegen ist eine spezielle Erhebung an dieser Stelle des Pubis vorhanden, wie dies z. B. bei Mino dumonti (Fig. 103) und bei Uranornis rubra (Figg. 99 u. 100) der Fall ist.

In Bezug auf die Länge der Schambeine sei hier nur folgendes kurz mitgeteilt: ein sehr kurzes Pubis — bis 4 Thw.L. — finden wir bei verhältnismäßig wenigen Vögeln, so bei Rallina, Porzana, Tringoides, Ardea, Ciconia, Pyrrhocentor, Meropogon, Anthracoceros und Tockus; mittellang — 4 bis 6 Thw.L. — ist das Schambein bei den Sphenisciformes, den meisten Gruiformes, Ardeiformes, Strigiformes, Accipitriformes, Coccyges und Passeriformes, bei vielen Prittaciformes und Coraciiformes, ferner bei Apteryx, Casuarius, Tinamus, Lagopus, Perdix, Turtur, Osmotreron, Syrrhaptes, Fulica, Notornis, Procellaria, Limosa, Ciconia, Ibis, Plotus, Pelecanus und Rhamphastos; langes Pubis — 6 bis 8 Thw.L. — besitzen die meisten Galliformes, Columbiformes, Charadriiformes, Psittaciformes, Scansores und Piciformes, sowie viele Procellariiformes, Lariformes, Anseriformes, Pelecaniformes, Coraciiformes, ferner Dromaeus, Casuarius, Rhea, Cariama, Podiceps, Alca, Platalea, Ibycter, Falco, Eudynamis, Schlegelia, Pseudorhectes, Pyrrhocorax und Sitta; 8 Thw.L. überschreitet das Pubis nur

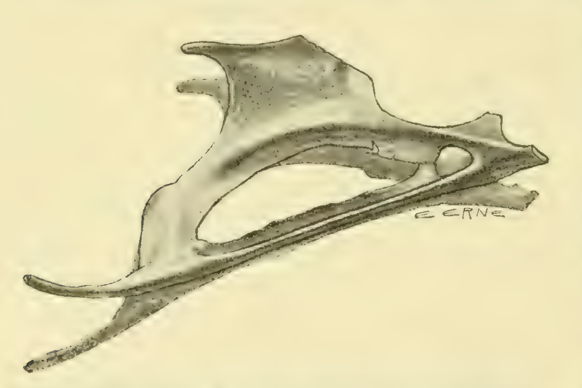
bei wenigen Gattungen, so z. B. bei Merganser, Cereopsis, Erionetta, Leucoblepharon, Anser, Tachyeres, Cygnus, Podiceps, Colymbus, Uria und Phaethusa unter den Wasservögeln, bei Colius unter den Baumvögeln, und schließlich bei Struthio unter den Laufvögeln, welcher mit seinen enorm langen Schambeinen (bis 12,2 Thw.L.) vereinzelt dasteht und in dieser Beziehung nur in Cygnus (11,4 Thw.L.) einen Rivalen hat. Durch meine Messungen (s. auch Tabelle V) wird somit im allgemeinen die Ansicht gestützt, derzufolge die längsten Schambeine den Schwimmvögeln zukommen, wenn auch einige Ausnahmen von dieser Regel nicht übersehen werden dürfen (z. B. Colius).

Im Anschluß an die Beschreibung des Pubis sei hier einer kleinen Knochenplatte bei Struthio, die dem Unterrande des Schambeins aufsitzt, gedacht, die übrigens nicht von Garrod und Frank Darwin (1872) zuerst beschrieben wurde, wie Gadow (1891) irrtümlicherweise angibt, sondern bereits von d'Alton im Jahre 1827. d'Alton schreibt: „Ungefähr in der Mitte des unteren Randes vom Schoßbein sah ich bei einem alten Männchen zu beiden Seiten einen kleinen, vierseitigen länglichen platten Knochen festsitzen.“ Diese Knochenplatten können teilweise knorpelig bleiben und entweder mit dem Pubis verschmelzen oder nur durch fibröses Gewebe mit diesem verbunden bleiben. Sie dienen als Insertionsstellen für die M. obliqui externi abdominis und fehlen nach Gadow den Struthioembryonen vollständig. Es ist mir wahrscheinlich, daß Mehnert (1902) das gleiche eigentümliche Gebilde im Auge hat, wenn er sagt: „Die vierte Besonderheit des Straußenbeckens wird repräsentiert durch einen besonderen Skeletteil, welcher bei den jetzigen Vögeln überhaupt nicht mehr vorkommt, wohl aber bei den Dinosauriern eine ständige Verbreitung und wohl ausgeprägte Gestalt besaß. Autor entdeckte beim Afrikastrauße eine vierte Komponente des Beckengürtels, welche in dem vorderen Abschnitte des Pubis, dem medianen (vorderen) Rande desselben aufsitzt. Dieser Skeletteil entwickelt sich erst in der zweiten Hälfte der Embryonalzeit aus vorknorpeligem, vom Pubis scharf getrenntem Gewebe und nimmt bald eine faserige Struktur an, obgleich er dem äußeren Aussehen nach vom hyalinen Knorpel durchaus nicht unterschieden werden kann. Beim Neugeborenen ist dieser Skeletteil relativ um das doppelte größer als beim Erwachsenen. Bei letzterem hat eine weitgehende Verknöcherung Platz gegriffen. Wir finden in der Mehrzahl der Fälle eine Knochenplatte von 1—2 cm Größe,

welche selbst noch bei sehr alten Menagerietieren einen mehr oder weniger breiten Knorpelsaum zu tragen pflegt. Die Form pflegt unregelmäßig zu sein und weist im Vergleich zu dem jugendlichen Zustande auf regressive Zustände hin. Der Bau und die Richtung der Knochenlamellen weisen auf große Regelmäßigkeit hin und bekunden durch ihre bestimmten Beziehungen zu den Muskeln eine scharf ausgeprägte funktionelle Struktur. Vergleichend-anatomische Beziehungen lassen nur die eine Deutung zu, daß dieses nur beim Afrikastrauße vorkommende Rudiment ein Homologon ist des Praepubis der Dinosaurier, welches von MARSH „Pubis", von HUXLEI „Pectinealprocess of Pubis" und von WIEDERSHEIM als ein „zweites Pubis" charakterisiert worden ist." Obwohl ich MEHNERTS Ansicht (wenn ich diese richtig verstehe) einer Homologie des fraglichen Knochengebildes mit dem Praepubis der Praedentata schon der Verschiedenheit der Lage dieser beiden Knochen wegen (das Präpubis befindet sich vor und zugleich unter dem Acetabulum und bildet so einen Teil seiner Umgrenzung, während das fragliche Knochenstück viele Zentimeter vom Acetabulum entfernt dem Schambeinkörper aufsitzt) nicht teile, habe ich dennoch MEHNERTS Darstellung angeführt, weil sie viel neues über die Entwicklung und den Bau des fraglichen Knochens enthält. Neuerdings hat SHUFELDT (1903) dieses Gebilde noch einmal beschrieben und es „suprapubic ossicle" genannt. Auch ich konnte das Vorhandensein dieses Knochens an Straußenskeletten der hiesigen Sammlung sowie der des Dresdener Museums konstatieren. Eine ähnliche Bildung fand ich bei Pteroclis arenarius N. 12525 des K. Zool. u. Anthropol.-ethnographischen Museums zu Dresden. Wie aus Fig. 6 ersichtlich, ist sie nur eine lokalisierte Ausbreitung des unteren Pubisrandes. Und zwar ist es nur die Außenseite des Unterrandes, welche sich in einen ohrläppchenähnlichen Fortsatz ausbreitet, der sehr dünn ist und sich ziemlich scharf von der inneren Fläche des Unterrandes abhebt. Genaue Messungen ergaben folgende Zahlen: rechts, unmittelbar vor und nach der Ausbreitung 1,2 bzw. 1,1 mm Breite, während an der Stelle der größten Ausbreitung 2,3 mm gemessen wurden; links sind die entsprechenden Zahlen — 1.1, 1.1 und 1.5. Auf beiden Seiten ist die Ausbreitung an ihrer Basis 4,25 mm lang und befindet sich 11 mm vom Vorderende des Pubis entfernt. Ob hier eine dem „suprapubic ossicle" des Straußes verwandte Bildung vorliegt, ist auf Grund meiner Beobachtung nicht zu entscheiden.

Leider konnte ich bis jetzt kein anderes Skelett derselben Art untersuchen, so daß ich nicht sicher bin, daß die beschriebene Pubisausbreitung wirklich eine konstante Eigentümlichkeit des Pteroclis arenarius darstellt. Bei Pteroclis exustus und Syrrhaptes paradoxus des Dresdener Museums sind die Schambeine ganz normal, d. h. gleichmäßig breit. Auch auf der Abbildung von Pteroclis arenarius, welche Milne-Edwards (1871) gibt (Atlas, T. II, Pl. 136), fehlt die beschriebene Pubisausbreitung vollständig.

Am Schlusse der Beschreibung der Schambeine möchte ich noch über eine eigenartige Modifikation ihrer Gestalt bei den Spechten kurz berichten. Auf der dorsalen Seite des Pubis verläuft bei diesen Vögeln eine tiefe und breite Rinne wie sie auf Fig. 119 zu sehen ist. Sie beginnt an der Verwachsungsstelle des Pubis mit dem Ischium, am Acetabulum, und setzt sich dem Pubis entlang bis zum Ramus ischio-pubicus fort, immer seichter und schmäler werdend. Ihr medialer Rand ist viel niedriger als der laterale, an welchem sich die das Foramen oblongum schließende Membran befestigt.



Textfig. 119. Picus viridis. Ischium und Pubis der linken Seite. (Man beachte die tiefe Rinne im Pubis.)

Das Foramen obturatum, das Foramen ischiadicum und die innere Öffnung des Acetabulum sind durch Bänder geschlossen. Außer diesen sind am Becken noch zwei weitere Bänder vorhanden: das schmale Ligamentum Poupartii, welches vom vorderen unteren Rande des Ilium zum Pubis herabsteigt, ferner ein breites Band, welches vom Hinterrande des Pubis und Ischium entspringt und an den Querfortsätzen der ersten Caudalwirbel inseriert.

Kapitel II.

Kurze Übersicht der Lebensweise der von mir untersuchten Vögel.

Wie schon aus der Überschrift dieses Kapitels ersichtlich ist, werden darin nur solche Vögel bzw. Vogelgruppen berücksichtigt, welche von mir untersucht wurden; wenn ich im folgenden kurzerhand von der Lebensweise der Ordnungen, Unterordnungen oder Familien spreche, so gilt dies nur für die Lebensweise der in die Maßliste (s. Kap. III) aufgenommenen Arten.

Für die Ausarbeitung dieser Übersicht wurden die Werke von GADOW (1893) und FÜRBRINGER (1888), hauptsächlich aber die neue Auflage von BREHMS „Vögel" (1911) in der meisterhaften Bearbeitung von MARSHALL, HEMPELMANN und O. ZUR STRASSEN zurate gezogen.

Wenn ich im Kapitel III oft von den spezialisierten Vogelgruppen spreche, so sind darunter solche zu verstehen, die eine weitgehende funktionelle Anpassung der Hinterextremitäten auf weisen. Nach diesen orientierenden Bemerkungen lasse ich die Beschreibung der Lebensweise folgen.

Rheiformes und *Struthioniformes.* Die ersteren bewohnen südamerikanische Pampas, die letzteren afrikanische Wüsten. Vortreffliche, gewandte Läufer und Renner.

Casuariiformes. Dromaeidae. Ebenen Neu-Hollands und Tasmaniens. Haben einen ruhigen gemessenen Schritt, welcher nur im Notfalle bis zum Rennen gesteigert wird.

Casuariidae. Wälder Neu-Guineas und Australiens. Gewöhnlich laufen sie nicht, sondern traben; wenn sie aber wirklich flüchten wollen, laufen sie mit erstaunlicher Schnelligkeit und Gewandtheit. Sie vermögen trefflich zu schwimmen.

Apterygiformes. Wälder Neuseelands. Nächtliche Tiere, verbringen den Tag in selbstgescharrten Erdlöchern sich versteckend. Bewegen sich gewöhnlich mit bedächtigen, ruhigen Schritten, vermögen jedoch auch sehr schnell und mit weiten Schritten zu laufen.

Tinamiformes. Hühnerähnliche, an den Boden gebundene Vögel der südamerikanischen Ebenen. Fliegen schwerfällig, sind aber imstande sehr rasch zu laufen. Das Nest ist eine einfache, von ihnen selbst ausgescharrte Vertiefung im Boden.

Galliformes. Land- (Megapodiidae, Tetraonidae, Phasianidae, Numididae, Odontophoridae) und Baumvögel (Cracidae), leben meist am Boden, wo sie oft in eigentümlicher Weise scharren. Perdix siedelt sich im Felde an, in der Nähe der Waldränder.

Das Flugvermögen ist mäßig entwickelt, viele fliegen mit Anstrengung und ermüden bald. Lagopus hingegen fliegen leicht und schön. Die meisten sind gute und geschickte Läufer, mit Ausnahme der Cracidae, welche als echte Baumvögel höchst mittelmäßig laufen. Lagopus und Perdix verstehen zu schwimmen. Brüten meistens auf dem Boden, wo sie eine seichte Mulde zu ihrem Nest ausscharren; bei Cracidae werden die Nester im Gezweige der Bäume errichtet.

Pteroclidiformes. Steppen und Wüsten. Schneller, ausdauernder Flug. Gang ist leicht, hühnerartig. Das Nest ist eine Vertiefung im sandigen Boden.

Columbiformes. Waldreiche Gegenden. Baumvögel. Meist große Flugfähigkeit. Gehen gut und ausdauernd, einzelne Arten können sehr schnell laufen, andere hingegen sind nur im Gezweige der Bäume gewandt. Gelegentlich schwimmen und tauchen [1]) einige von ihnen. Nisten auf den Bäumen.

Ralliformes. Echte Sumpfvögel, welche vorwiegend die Gegenden der süßen Gewässer oder der Binnensümpfe bewohnen.

Fliegen schlecht bis sehr schlecht, nur Fulica zeichnet sich durch etwas besser entwickeltes Flugvermögen aus. Alle laufen, schwimmen und tauchen gut mit Ausnahme der Gallinula, welche im Laufen weniger geschickt ist als im Schwimmen und Tauchen. Sie rudert unter dem Wasser, ebenso wie Fulica, mit Hilfe ihrer Flügel.

Nisten auf vom Wasser umgebenen Stellen des Bodens, oft im oder am Schilfe.

Podicipediformes und *Colymbiformes.* Seestrand und Binnengewässer. Vortrefflich tauchende und schwimmende, im ganzen schwerfliegende Wasservögel; bewegen sich auf dem Boden sehr schlecht. Nest nahe am Wasser oder auf dem Wasser.

Sphenisciformes. Flugunfähige, an das Meer gebundene Wasservögel mit kurzen Flügeln; das Laufen haben sie ebenfalls verlernt; meist schwimmen sie mit außerordentlicher Schnelligkeit unter Wasser mit Hilfe ihrer Flügel, die in vortreffliche Ruder-

1) Brehm, A. 1911, Bd. II, S. 382.

organe umgewandelt sind. Auf der Oberfläche des Wassers rudern die Pinguine nur mit Hilfe der Füße.

Nisten in von ihnen selbst gegrabenen Höhlen oder auch offen auf der Erdoberfläche.

Procellariiformes. Gut bis ausgezeichnet fliegende Meervögel; pelagische Lebensweise. Nur um ihr Brutgeschäft zu erledigen betreten sie das Land.

Alciformes. Tauchende, echte Seevögel; das Flugvermögen meist schwach entwickelt, Alca impennis vollständig fluglos; alle sind ausgezeichnete Schwimmer. Sie halten sich nur während der Brutzeit am Lande auf.

Lariformes. Gutfliegende Wasservögel; leben am Meere oder an süßen Gewässern. Sie gehen rasch und geschickt, schwimmen gut, sind meistens gute Stoßtaucher und fliegen lieber als daß sie schwimmen, gehen und stehen. Rhynchopinae stehen selten auf ihren schwächlichen Füßen, auf dem Boden liegen sie lieber auf dem Bauche, auch schwimmen sie ungern, und nur der Flug ist bei ihnen leicht und ausdauernd.

Charadriiformes. Gut fliegende, selten schwimmende Sumpf- und Strandvögel. Laufen behende und meist schreitend, nicht trippelnd; einige vermögen rasch zu schwimmen, gar zu tauchen, wenn es sein muß, und rudern dabei mit Hilfe der Flügel (Tringoides, Gallinago, Limosa). Das Nest, auf sumpfigen Boden, ist eine vorgefundene Vertiefung oder wird von den Vögeln gescharrt. Oedicnemus kommt auf unbebauten Flächen, Steppen und Wüsten vor. Sein Gang kann bis zum schnellsten Rennen gesteiger werden; der Flug ist ziemlich gewandt.

Otididae. Steppenvögel, welche den ganzen Tag auf dem Boden verbringen und sehr schnell laufen können. Auch der Flug ist sehr ausdauernd, wenn auch nicht gerade schnell. Nisten auf dem Boden, in den von ihnen selbst ausgescharrten Gruben.

Gruiformes. Sumpf- und Strand- (Gruidae), Wald- (Psophiidae) und Steppenvögel (Cariamidae). Nur Gruidae können als gute Flieger bezeichnet werden, die anderen fliegen schlecht und ungern. Alle sind gewandte Läufer, suchen ihre Nahrung zu Fuß und demgemäß verbringen sie den größten Teil ihres Lebens auf dem Boden. Im Notfalle vermögen Gruidae und Psophiidae zu schwimmen. Die meisten nisten auf dem Boden, nur Cariamidae legen ihre Nester auf den Bäumen an.

Ardeiformes. Aufenthaltsorte: Sümpfe und Gewässer, waldige, ebene, wasserreiche Gegenden. Watende Schreitvögel, gehen gut mit gemessenen Schritten, niemals eigentlich rennend, sondern stets schreitend; gelegentlich schwimmen die meisten von ihnen verhältnismäßig gut, fliegen gut. Nisten entweder im Gezweige der Bäume oder Gesträuche oder im Röhricht.

Phoenicopteriformes. Leben in der Nähe des Wassers, an den Seeküsten und den Mündungen großer Ströme. Langbeinige Schreitvögel, schwimmen und fliegen leicht, legen sich ihre Nester inmitten des Wassers selbst, auf seichten Stellen an.

Palamedeiformes. Aufenthaltsorte: Sümpfe. Im Gehen tragen sie sich stolz und würdevoll, vermögen sehr gut und dauernd zu schwimmen, besitzen eine erstaunliche Flugfähigkeit. Nest im Sumpf.

Anseriformes. Schwimmvögel. Salzige und süße Gewässer. Meistens gute Schwimmer und Taucher; Cereopsis schwimmt ziemlich schlecht und lebt weit mehr auf dem Lande als auf dem Wasser. Einige gehen auf dem Boden rasch und gewandt (Anas. Lampronessa) sogar vorzüglich (Anser, Cereopsis), die anderen wiederum mühsam und schwerfällig watschelnd (Erionetta, Merganser, Cygnus). Während die meisten sehr gut fliegen, hat Tachyeres das Flugvermögen ganz eingebüßt und benutzt ihre kurzen Flügel beim Schwimmen.

Pelecaniformes. Sehr gut fliegende Schwimmvögel. Süße und salzige Gewässer. Verbringen den größten Teil ihres Lebens auf dem Wasser; Sula schwimmt selten, vielleicht bloß, um auf kurze Zeit ein wenig vom Fluge auszuruhen; sie ist ein Stoßtaucher, Pelecanus taucht überhaupt nicht (Brehm, A., 1911. Bd. I, p. 148).

Accipitriformes und *Strigiformes.* Füße zum Ergreifen der Beute eingerichtet. Vortreffliche Flieger und im allgemeinen sehr schlechte Gänger. Cerchneis bewegt sich auf dem Boden ziemlich leicht, Ibycter läuft sogar mit auffallender Schnelligkeit, fliegt dagegen sehr schwerfällig und bewegt sich daher mehr laufend als fliegend. Manche Strigiformes klettern sehr behende im Gezweige der Bäume.

Psittaciformes. Echte Baum- und Klettervögel. „Klettern greifend mit Füssen und Schnabel und steigen dabei gewissermaßen natürliche Leitern hinauf und hinab.“ Die meisten fliegen mäßig gut, Stringops macht von seinen Flügeln selten Gebrauch; viele Papageien gehen schlecht auf dem Boden, es giebt jedoch

darunter solche, die gut und schnell laufen können und sich vorwiegend auf dem Boden aufhalten (Pezoporus, Neophema, Stringops, Platycercus). Platycercus ist einer der besten Flieger der Ordnung, klettert aber schlecht. Im engsten Sinne des Wortes Baumvögel sind dagegen die Fledermauspapageien, Loriculus-Arten, welche beim Ausruhen, sowie im Schlaf, sich nach Art der Fledermäuse an den Beinen aufhängen. Alle Papageien brüten in Erd- oder Baumlöchern.

Coraciiformes. Echte Baumvögel.

Coraciidae. Im Gezweige der Bäume hüpfen sie ebensowenig umher wie auf dem Boden und gebrauchen zu jeder Ortsveränderung ihren gewandten und schnellen Flug.

Alcedinidae. Alcedininae. Stoßtauchende Eisvögel. Zu gehen vermögen sie kaum, fliegen ungeschickt, verstehen auch nur wenig zu schwimmen. Nach dem Stoßtauchen arbeiten sie sich durch Flügelschläge empor. Nisten in den von ihnen selbst ausgegrabenen Erdhöhlungen.

Deceloninae. Waldvögel; nur die wenigsten bekunden eine Vorliebe für das Wasser, die Mehrzahl gewinnt ihre Nahrung auf dem Lande. Leichter und gewandter Flug. Die meisten brüten in Baumhöhlen, einzelne in natürlichen Erdlöchern und alle bauen ein mehr oder weniger vollkommenes Nest.

Bucerotidae. Baumvögel, verbringen den größten Teil ihres Lebens auf den Bäumen, wo sie sich gewandt im Gezweige bewegen. Die Mehrzahl hat einen höchst ungeschickten Gang, sie hüpfen als echte Baumvögel mit beiden Beinen zugleich. Nur Bucorax (Buceros) hat einen rabenartigen schreitenden Gang und ist ein Bodenbewohner. Der mit vielem Geräusch begleitete Flug ist ziemlich gut entwickelt. Mit Ausnahme von Bucorax brüten sie in Baumhöhlen.

Upupidae. Gehen gut, schrittweise, nicht hüpfend, im Gezweige hingegen bewegen sie sich wenig. Der Flug ist ziemlich schnell. Nisten in Baum- und Mauerlöchern.

Meropidae. In ihrer Lebensweise ähneln sie am meisten den Schwalben und Fliegenfängern. Ausgezeichnete Flieger. Zum Boden herab kommen sie äußerst selten. Übernachten auf den Bäumen oder während der Brutzeit in ihren Nisthöhlen, die in steil abfallenden Erdwänden gegraben sind.

Caprimulgidae. Ihr Gang ist ein trauriges Trippeln, auf dem Boden liegen sie mehr als sie sitzen. Der Flug hingegen

ist sehr leicht und gewandt. Die Eier werden ohne jegliche Unterlage auf den flachen Boden gelegt.

Cypselidae. Unermüdliche und treffliche Flieger Auf dem Boden unbehilflich; dagegen vermögen sie mit ziemlicher Fertigkeit an Mauer- oder Felswänden emporzuklettern.

Coliidae. Baumvögel, finden sich nur da, wo es fast undurchdringliche Gebüsche gibt. Fliegend steigen sie niemals sehr hoch empor und ebensowenig kommen sie auf den Boden herab. Das Nest wird im dichtesten Gebüsch angelegt.

Coccyges. Baumvögel.

Musophagidae. Bewohnen große Waldungen an den Gewässern. Sie kommen selten auf den Boden herab, wo sie jedoch ziemlich rasch laufen können. Sehr gewandt zeigen sie sich im Klettern an den Baumstämmen und im Gezweige der Bäume. Der Flug ist nicht sehr schnell, jedoch gewandt. Bauen wie Tauben flache Nester aus Zweigen.

Cuculidae. Am geschicktesten sind sie im Fliegen, in allem übrigen täppisch. Auf dem Boden bewegen sie sich nur hüpfend, und auch im Gezweige klettern sie nicht sehr gewandt.

Scansores. Wald- und Baumvögel.

Capitonidae. Auf dem Boden scheinen sie fremd zu sein, im Gezweige klettern sie ziemlich geschickt, der Flug ist schnell.

Rhamphastidae. Zum Boden hinab fliegen sie selten; im Gezweige der Bäume sind sie sehr gewandt, zeigen große Kletterkunst und hüpfen hier mit viel größeren Sprüngen als auf dem Boden herum. Fliegen verhältnismäßig gut. Nisten in Baumhöhlen.

Piciformes. Wald- und Baumvögel. „Klettern rutschend und mit beiden Füßen zugleich hüpfend, auf senkrecht oder schräg, wohl auch wagerecht verlaufenden Flächen, ohne sich dabei der Hilfe des Schnabels zu bedienen.“ Sie klettern an einem Baum immer von unten nach oben. Auf dem Boden hüpfen sie ziemlich ungeschickt umher, fliegen ungern weit und verbringen den größten Teil ihres Lebens kletternd zu. Wendehälse (Jynx) hingegen können beinahe nicht klettern. Alle Picidae nisten in Baumhöhlen.

Menuriformes. Leben hauptsächlich auf dem Boden; nur sehr selten fliegen sie. Laufen erstaunlich rasch und andauernd, machen große Wanderungen zu Fuß. Das auf dem Boden angelegte Nest wird ziemlich kunstreich aus verschiedenen Stoffen hergestellt.

Passeriformes. Ziemlich große Mannigfaltigkeit der Lebensweise. Die meisten sind auf dem Boden, im Gezweige der Bäume und Gebüsche und in der Luft gleich geschickt. Jedoch auch in dieser Ordnung hat eine Spezialisierung der Lebensweise bei einigen Familien stattgefunden. So haben die Hirundinidae sich zu den besten Fliegern der Klasse entwickelt, Sittidae sind als die vorzüglichsten Klettervögel zu bezeichnen, da sie verstehen an senkrechten Flächen auch abwärts zu klettern; zu den Kletterkünstlern gehören auch die Loxiinae, die sehr geschickt nach Papageienart klettern, sich dabei der Hilfe des Schnabels bedienend. Als Bewohner offener, freier Gegenden, wie Steppen, Felder und Wüsten, sind die Alaudidae die besten Läufer unter allen Sperlingsvögeln, wenn es auch in anderen Familien dieser großen Ordnung an gut laufenden Arten nicht fehlt (Gymnorhina, Sylvidae, Stumidae, Corvidae usw.).

Kapitel III.

Osteometrische Notizen. Über den Einfluß der Lebensweise auf die allgemeine Beckenform.

Wie bereits in der allgemeinen Einleitung erwähnt, gehören alle von mir untersuchten Skelette entweder dem K. Zoolog. und Anthrop.-Ethnogr. Museum zu Dresden oder den Zoologischen Sammlungen beider Hochschulen in Zürich[1]). Die meisten Maße wurden mit Hilfe des Gleitzirkels oder gewöhnlichen Zirkels aufgenommen; die Länge des Ischium und des Pubis wurde mit dem Bandmaß gemessen. Alle Zahlen verstehen sich in Millimetern. Unter der mittleren Thoracalwirbellänge ist der Quotient aus der gemeinsamen Länge der fünf Thoracalwirbel als Zähler und fünf als Nenner zu verstehen. Die Länge des präacetabularen Ilium wurde gefunden, indem mit dem gewöhnlichen Zirkel der Abstand zwischen dem vordersten Punkte des Ilium und der sich unmittelbar oberhalb der Mitte des Acetabulum befindenden Stelle gemessen wurde. Obwohl ich mir bewußt bin, daß diese Art der Messung der sehr variablen Plastik des Beckens wegen an dem Mangel der Einheitlichkeit des Verfahrens leidet, habe ich sie doch allen anderen aus dem Grunde vorgezogen, weil es sich im Laufe der Messungen herausgestellt hat, daß die Fehler nicht sehr beträchtlich sind. Bei der Messung der Länge des Processus pectinealis stößt man oft auf Schwierigkeiten bei der Bestimmung der Grenze zwischen dem Processus und dem eigentlichen Ilium, so daß dem subjektiven Ermessen ein gewisser Spielraum gewährt ist. Der „Abstand zwischen den Acetabula" bedeutet die Entfernung der inneren Unterränder der Acetabula voneinander, unter Vernachlässigung der hie und da bei einigen Arten an der inneren Umrandung der Gelenkpfanne vorkommenden wulstartigen Vorragungen. Bei der Messung der Ischium- und Pubislänge war es nicht immer leicht, die distale Grenze dieser Knochen zu bestimmen. Das Pubis wurde von der unmittelbar unter dem Vorderrande des Acetabulum gelegenen Stelle, das Ischium vom Hinterrande des Acetabulum aus gemessen. Die anderen Maße sind ohne weiteres verständlich.

1) Durch die freundliche Vermittlung meines Freundes Dr. B. Peyer war ich in der Lage, auch eine private Vogelbeckensammlung zu untersuchen, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen Dank ausspreche.

Für die eigentlichen Zwecke meiner Untersuchung sind die weiter unten angeführten, durch direkte Messungen erlangten Zahlen nur von untergeordneter Bedeutung, da wir nur auf Grund der relativen Zahlen zu einem Aufschluß über den Grad der Ausbildung des betreffenden Knochens gelangen können. Nichtsdestoweniger habe ich mich entschlossen, auch die absoluten Zahlen zu veröffentlichen, da ich in Anbetracht des Umstandes, daß die osteometrischen Angaben über das Vogelbecken in der Literatur äußerst spärlich und dazu noch sehr zerstreut sind, hoffen darf, daß meine Liste dem Paläontologen nicht unwillkommen sei. Hat man doch in den meisten fossilen Funden nur Knochenfragmente vor sich, bei deren Bestimmung man auch genaue Maßangaben zu Rate ziehen möchte. In der Benennung der Vogelarten und größeren Einheiten habe ich mich ausnahmslos an die Bezeichnungen des Katalogs des Britischen Museums (Sharpe 1909) gehalten. In Rücksicht auf die Kürze der Liste habe ich die Autorennamen weggelassen. Dennoch hoffe ich, daß keine Verwechslungen stattfinden, da man nötigenfalls sich darüber im genannten Katalog orientieren kann.

Um dem mit der Systematik der Vögel weniger Vertrauten einen Überblick über die größeren taxonomischen Einheiten deren Vertreter ich untersuchte, zu geben, sei hier der osteometrischen Liste eine kurze Zusammenstellung der darin erwähnten Ordnungen, Unterordnungen und Familien vorausgeschickt.

Rheiformes (dreizehige Strauße).	Rheidae.
Struthioniformes (zweizehige Strauße).	Struthionidae.
Casuariformes (Kasuare).	Dromaeidae (Emus). Casuariidae (echte Kasuare).
Apterygiformes (Schnepfenstrauße).	Apterygidae (Kiwis).
Tinamiformes (Steißhühner).	Tinamidae.
Galliformes (Hühnervögel).	Megapodii. Megapodiidae (Wallnister). Craces. Cracidae (Hokovögel). Phasiani. Tetraonidae (Waldhühner). Phasianidae (Phasanvögel). Numididae (Perlhühner). Odontophoridae.

Pteroclidiformes (Flughühner).	Pteroclididae.
Columbiformes (Taubenvögel).	Columbae. Treronidae (Insel- oder Fruchttauben). Columbidae (Baum- oder echte Tauben). Peristeridae. Gouridae (Krontauben). Didunkulidae (Zahntauben).
Ralliformes (Rallen).	Rallidae (Sumpf- und Wasserhühner).
Podicipediformes (Steißfüße).	Podicipedidae.
Colymbiformes (Seetaucher).	Colymbidae.
Sphenisciformes (Pinguinvögel).	Spheniscidae.
Procellariiformes (Sturmvögel).	Procellariidae (Mövensturmvögel). Diomedeidae (Albatrosse).
Alciformes (Alken).	Alcidae.
Lariformes (Mövenvögel).	Laridae (Möven).
Charadriiformes (Regenpfeifervögel).	Charadriidae (Regenpfeifer). Oedicnemidae (Dickfüße). Otididae (Trappen).
Gruiformes (Kranichvögel).	Grues. Gruidae (Echte Kraniche). Psophiae. Psophiidae (Trompetervögel). Dicholophi. Cariamidae (Schlangenstörche).
Ardeiformes (Reihervögel).	Plataleae. Ibididae (Ibisvögel). Plataleidae (Löfler). Ciconiae. Ciconiidae (echte Störche). Ardeae. Ardeidae (Reiher).
Palamedeiformes (Wehrvögel).	Palamedeidae.
Phoenicopteriformes (Flamingos).	Phoenicopteridae.
Anseriformes (Gänsevögel).	Anatidae (Entenvögel).
Pelecaniformes (Pelikanvögel).	Phalacrocoracidae (Scharben). Plotidae (Schlangenhalsvögel). Sulidae (Tölpel). Pelecanidae (echte Pelikane).
Accipitriformes (Raubvögel).	Accipitres. Falconidae (Falkenvögel).
Strigiformes (Eulen).	Bubonidae (uhuartige Eulen). Strigidae (echte Eulen oder Schleierkäuze).

Psittaciformes (Papageien).	Loriidae (Loris). Cacatuidae (Kakadus). Psittacidae (eigentliche Papageien).
Coraciiformes (Rakenvögel).	Coraciae. Coraciidae (eigentliche Raken). Halcyones. Alcedinidae (Eisvögel). Bucerotes. Bucerotidae (Nashornvögel). Upupae. Upupidae (Wiedehopfe). Meropes. Meropidae (Bienenfresser). Caprimulgi. Caprimulgidae (Nachtschwalben). Cypseli. Cypselidae (Segler). Colii. Coliidae (Mäusevögel).
Coccyges (Kuckucksvögel).	Musophagi. Musophagidae (Pisang- oder Bananenfresser). Cuculi. Cuculidae (Kuckucke).
Scansores (Klettervögel).	Capitones. Capitonidae (Bartvögel). Rhamphastides. Rhamphastidae Pfefferfresser).
Piciformes (Spechtvögel).	Pici. Picidae.
Menuriformes (Leierschwanzvögel).	Menuridae.
Passeriformes (Sperlingsvögel).	Cotingidae (Fruchtvögel). Hirundinidae(Schwalben). Turdidae(Drosselartige). Artamidae (Schwalbenwürger). Sylvidae (Sänger). Prionopidae. Laniidae (Würgerartige). Sittidae (Specht- oder Klettermeisen). Meliphagidae (Honigsauger). Drepanididae. Alaudidae (Lerchen). Fringillidae (Finken). Tanagridae. Ploceidae (Webervögel). Icteridae (Troupiale). Sturnidae (Stare). Eulabetidae. Oriolidae (Pirolartige). Paradiseidae (Paradiesvögel). Ptilonorhynchidae. Corvidae (Raben).

	Mittlere Länge eines Thoracalwirbels	Länge des ganzen Ilium	Länge des präacetabularen Ilium	Länge des Proc. pectinealis	Abstand zwischen den Acetabula
Rheiformes					
Rheidae					
Rhea americana juv. . .	13,5	91,0	46,0	?	15,5
„ „ ad. . .	37,5	288,0	122,0	16,0	25,0
Struthioniformes					
Struthionidae					
Struthio camelus . . .	49,0	543,0	163,0	—	47,0
„ „ . . .	49,3	540,0	170,0	22,0	45,0
Casuariiformes					
Dromaeidae					
Dromaeus novae-hollandiae	36,7	363,0	143,0	15,0	48,0
Casuariidae					
Casuarius casuarius . .	23,8	262,0	124,0	—	26,0
„ „ . .	33,0	398,0	169,0	10,0	33,0
Apterygiformes					
Apterygidae					
Apteryx oweni	8,8	72	41	5,75	13,0
„ haasti ♀ . . .	11,3	112,0	69	8,0	13,75
„ „ ♂ . . .	14,0	135,0	82,5	6,25	12,5
„ australis . . .	11,9	103,0	61,5	6,5	11,5
Tinamiformes					
Tinamidae					
Tinamus spec.?	6,5	65,5	38,0	5,0	31,0
Galliformes					
Megapodii					
Megapodiidae					
Megapodius cumingi . .	8,3	73,0	36,0	0	26,5
Craces					
Cracidae					
Penelope superciliaris .	10,0	73,0	38,5	2,75	27,0
Crax alector	14,0	137,0	66,0	10,0	49,0
Phasiani					
Tetraonidae					
Lagopus mutus ♂ . . .	7,6	57,0	34,0	1,0	33,0
„ „	7,8	56,0	35,0	1,0	31,5
„ lagopus . . .	7,2	59,0	35,0	1,5	32,0
„ „ ♀ . . .	7,5	59,0	36,0	2,5	35,0
„ „ ♀(juv.?)	7,6	55,0	33,5	1,5	33,0
„ „ ♂ . . .	7,8	58,0	36,0	2,0	33,0
„ „ ♂ . . .	7,9	60,5	40,0	2,0	33,5
„ „ ♂ . . .	8,0	60,0	37,0	1,0	34,0
„ „ ♂ . . .	8,1	61,0	37,0	sehr klein	32,0
„ „ ♂ . . .	8,3	64,0	37,0	2,5	36,5
Lyrurus tetrix ♀ . . .	9,6	78,0	43,0	2,0	40,0
„ „ ♂ . . .	10,9	88,0	47,0	sehr klein	45,0
Tetrao medius ♀ . . .	9,9	77,0	43,0	1,5	40,0
„ „ ♂ . . .	12,8	110,0	60,0	2,0	50,0
„ „ ♂ . . .	12,9	107,0	59,0	2,0	52,0
„ „	13,3	111,0	61,0	2,0	51,0
„ „ ♂	13,4	111,0	58,0	1,5	51,5
„ „ ♂	13,4	112,0	61,0	1,5	52,5
„ urogallus ♀ . . .	11,6	98,0	50,0	1,5	47,0

Länge des Ischium	Länge des Pubis	Länge des For. ischiadicum	Breite des For. ischiadicum	Länge des For. oblongum	
72,0	82,0	—	—	—	
258,0	247,0	—	—	—	
380,0	600,0	Incisura	Incisura	208,0	Proc. pectinealis abgebrochen.
355,0	580,0	Incisura	Incisura	220,0	
220,0	—	Incisura	Incisura	Incisura	
139,0	135,0	Incisura	Incisura	Incisura	
213,0	203,0	167	30	Incisura	
35,5	43,5	Incisura	Incisura	Incisura	Ilium vorne beschädigt, daher sind einige Maaße unsicher.
52,0	54,0	Incisura	Incisura	Incisura	
61,0	65,5	Incisura	Incisura	Incisura	
44,0	51,0	Incisura	Incisura	Incisura	
32,0	37,0	Incisura	Incisura	Incisura	
37,5	55,0	11,0	6,5	Incisura	
41,0	65,0	13,5	7,0	Incisura	
74,0	104,0	23,0	15,0	33,0	
26,5	44,0	7,5	4,0	—	
28,0	43,0	7,5	3,75	—	
28,5	40,0	7,5	4,0	—	
30,0	46,5	10,5	5,0	—	
27,0	38,5	8,5	4,5	—	
32,0	46,0	8,0	5,0	—	
31,0	42,0	9,5	5,0	—	
27,0	45,0	9,0	5,0	—	
29,0	48,0	8,5	5,0	—	
31,5	50,0	10.5	5.5	—	
40,0	60,5	8,5	4,5	—	Hinter d. For. ischiadicum sind noch einige kleinere Öffnungen vorhanden.
47,0	69,0	14,0	5,5	—	
42,5	67,0	13,0	5,5	—	
59,0	88,5	18,0	6,5	—	
58,0	87,0	17,0	7,0	—	
61,0	87,5	17,0	8,0	—	
60,0	92,0	15,0	7,5	—	
61,0	91,0	17,0	7,0	—	
50,0	79,0	16.0	7,0	—	

	Mittlere Länge eines Thoracalwirbels	Länge des ganzen Ilium	Länge des präacetabularen Ilium	Länge des Proc. pectinealis	Abstand zwischen den Acetabula
Tetrao urogallus ♂ . . .	14,5	125,0	67,0	1,5	55,5
„ „ ♂ . . .	15,7	129,0	69,0	3,0	58,0
Phasianidae					
Perdix perdix	6,0	45,5	28,0	2,0	16,0
„ „	6,6	49,5	30,5	3,75	20,0
Gennaeus nycthemerus ♂	11,5	104,0	54,0	5,0	34,0
Crossoptilum auritum ♂	10,9	91,0	57,0	9,5	29,0
„ manchuricum	12,8	105,0	62,0	10,5	31,5
Numididae					
Agelastes meleagrides .	8,7	79,0	37,5	3,0	21,5
Odontophoridae					
Lophortyx californicus .	4,8	42,5	25,0	1,5	15,0
Pteroclidiformes					
Pteroclididae					
Syrrhaptes paradoxus .	6,3	49,5	29,0	0	27,0
Pteroclis exustus . . .	5,5	46,0	—	0,5	—
„ arenarius . . .	7,0	59,0	32,0	0	29,0
Columbiformes					
Columbae					
Treronidae					
Ptilopus speciosus ♂ . .	4,2	30,0	16,0	0	16,25
Spilotreron melanospila .	5,0	34,5	19,0	0	18,5
Osmotreron griseicauda .	6,6	44,0	23,0	0	24,5
Carpophaga aenea . . .	8,0	58,0	28,0	0	28,0
Columbidae					
Macropygia albicapilla .	5,0	30,5	17,0	0	17,5
Peristeridae					
Turtur turtur	5,0	33,0	17,0	0	17,5
Ocyphaps lophotes . . .	5,6	42,0	22,5	sehr klein	22,5
Otidiphaps nobilis . . .	8,3	67,0	35,0	sehr klein	29,0
Gouridae					
Goura coronata	12,0	110,0	45,0	sehr klein	35,0
Didunculidae					
Didunculus strigirostris .	6,6	53,0	25,5	sehr klein	24,0
Ralliformes					
Rallidae					
Porzana maruetta . . .	4,8	35,5	21,0	1,0	7,5
Rallina tricolor	5,9	42,0	—	1,5	8,5
Gallinula chloropus ♀ .	6,0	46,0	—	—	—
Fulica atra	8,6	79,0	38,0	2,25	11,0
Notornis hochstetteri . .	11,0	105,0	43,0	3,0	35,0
Podicipedidiformes					
Podicipedidae					
Podiceps griseigena . .	6,9	77,0	30,0	0	9,0
„ cristatus . . .	9,0	88,0	32,0	sehr klein	9,5
Colymbiformes					
Colymbidae					
Colymbus septentrionalis	13,2	143,0	41,0	1,0	12,0
„ glacialis . . .	15,0	164,0	52,0	sehr klein	22,0
Sphenisciformes					
Spheniscidae					
Eudyptula minor . . .	8,6	68,0	37,0	sehr klein	16,0
„ „ . . .	9,0	68,0	37,5	0	16,5

Länge des Ischium	Länge des Pubis	Länge des For. ischiadicum	Breite des For. ischiadicum	Länge des For. oblongum	
64,0	97,0	12,5	10,0	—	
68,0	106,0	19,5	10,0	—	
25,0	33,0	7,0	5,0	—	
28,0	39,0	8,0	5,0	—	
55,0	74,0	15,0	11,0	—	
50,0	69,0	15,0	9,0	—	
56,0	78,0	16,5	11,25	—	
42,5	58,0	18,0	8,0	Incisura	
23,0	29,5	7,5	4,0	Incisura	
23,5	27,5	8,5	5,0	—	
—	—	—	—	—	
28,5	48,0	11,0	5,0	—	
17,0	28,5	4,5	2,0	Incisura	
20,0	35,0	6,0	3,0	Incisura	
25,0	39,0	8,5	3,0	Incisura	
32,0	50,0	9,0	5,0	Incisura	
19,0	31,5	5,0	2,5	12	
21,0	27,5	6,0	3,25	—	
28,0	40,0	8,0	3,5	—	
52,0	59,0	12,0	7,0	—	
60,0	75,0	17,0	6,0	—	
30,0	48,0	8,5	5,0	14,0	
15,0	19,0	4,25	3,25	Incisura	
20,5	23,5	6,0	3,5	—	
—	—	—	—	—	
37,0	46,0	10,5	7,0	20,0	
50,0	65,0	12,5	9,5	26,0	For. oblongum ist links 32 mm lang.
43,0	54,0	10,5	5,5	Incisura	
55,0	73,0	15,5	6,0	Incisura	
88,0	114,0	19,5	9,0	Incisura	
95,0	135,0	24,5	10,5	81,0	Proc. pectinealis einige mm lang, ist aber sehr undeutlich v. der Umgebung abgegrenzt.
31,0	39,0	10,5	5,5	Incisura	
—	42,0	11,0	6,0	Incisura	

	Mittlere Länge eines Thoracalwirbels	Länge des ganzen Ilium	Länge des präacetabularen Ilium	Länge des Proc. pectinealis	Abstand zwischen den Acetabula
Spheniscus demersus . .	12,0	118,0	63,0	sehr klein	19.5
Procellariiformes					
Procellariidae					
Procellaria vittata . . .	4,1	31,25	17,0	sehr klein	7,75
„ capensis . .	6,8	49,0	26,0	1,25	12.0
Diomedeidae					
Diomedea exulans . . .	18,3	158,0	84,0	sehr klein	33.0
„ „ . . .	19,7	167,0	84,0	0	35,5
Alciformes					
Alcidae					
Uria troile	6,7	57,0	30,0	0	15.0
Alca torda	7,2	62,5	35.5	sehr klein	12.5
„ „	7,3	62,5	35,0	0	13.5
Uria bruennichii	7,6	68,0	37.5	0	16.0
Lariformes					
Laridae					
Rhynchops spec. ? . . .	5,0	50,0	22.5	sehr klein	17.0
Sterna fluviatilis ♂ . .	4,4	35,0	17,0	0	16,0
„ bergii	5,9	50,5	23.0	0	20.25
Phaetusa magnirostris .	6,5	56,5	24.5	sehr klein	22,0
Larus ridibundus . . .	6,0	48.5	25,0	0	17,5
„ marinus	11,0	92.5	47,5	sehr klein	28,0
Charadriiformes					
Charadriidae					
Gallinago scolopacina .	4,4	36.5	21,0	0,5	11.25
Machetes pugnax . . .	4,6	44.5	25.0	sehr klein	15.0
Belonopterus cayennensis	5,0	45,0	24.5	1,0	16.5
Tringoides hypoleucus .	2,9	26.0	13,5	sehr klein	11.5
Scolopax spec. ?	6,0	45,5	24,5	sehr klein	16.0
Limosa aegocephala . .	7,5	53.0	28,0	0	18.0
Numenius phaeopus . .	8,2	73.0	36.0	0,5	21.0
Oedicnemidae					
Oedicnemus oedicnemus.	7,0	70.0	36.0	1,5	20,5
„ „ ♀	7,0	67.0	—	sehr klein	22.0
Otididae					
Otis tetrax ♀	7,5	78,0	36,0	0	30,0
Gruiformes					
Grues					
Gruidae					
Balearica pavonina . . .	14,2	121.0	67.0	sehr klein	34,0
Grus grus ♂ juv. . . .	18,8	170,0	98.5	sehr klein	35.0
Psophiae					
Psophiidae					
Psophia crepitans . . .	9,2	84.0	43,0	sehr klein	20,0
Dicholophi					
Cariamidae					
Cariama cristata	14.9	117.5	52,0	0	19,0
„ „	15,0	126,0	55.0	0	18,0
Ardeiformes					
Plataleae					
Ibididae					
Ibis aethiopica	13,0	95.0	46.0	0	26,0
Plataleidae					

Länge des Ischium	Länge des Pubis	Länge des For. ischiadicum	Breite des For. ischiadicum	Länge des For. oblongum	
51,0	67,0	15,5	9,0	—	
23,0	30,5	7,0	4,25	15,0	
34,0	39,0	11,0	6,0	sehr lang	Es ist nur das Hinterende des Ischium mit dem Ilium verwachsen
110,0	115,0	28,5	13,0	Incisura	
115,0	137,0	35,0	13,0	89,0	
33,5	55,0	10,0	5,5	Incisura	
36,0	57,0	11,0	5,0	Incisura	
39,5	58,0	11,0	5,5	Incisura	
38,5	70,0	10,0	5,0	Incisura	
29,5	—	10,0	3,5	Incisura	
24,0	33,0	7,5	2,5	Incisura	
31,5	43,5	9,5	4,0	Incisura	
38,0	54,0	11,5	4,5	—	
35,0	39,0	9,0	4,5	Incisura	
63,0	72,0	16,0	8,5	Incisura	
19,5	27,0	4,5	3,0	Incisura	
29,0	33,0	7,0	2,75	—	
30,5	38,0	9,0	4,75	Incisura	
16,5	20,5	5,0	2,25	—	
30,0	38,0	7,5	4,0	Incisura	
35,0	41,0	10,5	5,5	Incisura	
51,0	59,0	17,0	7,0	Incisura	
33,5	48,0	9,5	5,5	Incisura	
33,0	52,5	8,0	5,5	Incisura	
35,0	59,0	10,5	6,5	Incisura	
52,0	77,5	18,5	10,0	Incisura	
70,0	97,0	19,0	13,0	Incisura	
39,0	48,0	11,5	7,0	Incisura	
64,0	94,0	21,5	13,0	Incisura	
69,5	95,0	24,5	12,5	—	
46,5	77,5	16,0	9,5	Incisura	

	Mittlere Länge eines Thoracalwirbels	Länge des ganzen Ilium	Länge des präacetabularen Ilium	Länge des Proc. pectinealis	Abstand zwischen den Acetabula
Ajaja ajaja	13,3	111,0	51,0	0	25,0
Platalea leucorodia . .	14,3	118,0	54,0	sehr klein	31 0,
Ciconiae					
Ciconiidae					
Tantalus lacteus	17,0	119,0	61,5	0	32,0
Pseudotantalus leucocephalus	17,3	117,0	63,0	0	32,0
Ciconia alba	16,0	130,0	63,0	0	32,0
„ „	17,3	137,0	68,0	0	34,0
Ardeae					
Ardeidae					
Ardea purpurea	16,0	77,0	42,0	0	15,5
„ cinerea	17,7	88,0	47,0	0	20,0
Palamedeiformes					
Palamedeae					
Palamedeidae					
Chauna chavaria	12,2	133,0	78,0	0	30,0
Phoenicopteriformes					
Phoenicopteridae					
Phoenicopterus antiquorum ♀	21,3	138,0	64,0	0	30,5
Anseriformes					
Anatidae					
Nettium crecca	7,1	56,0	25,0	0,75	18,0
Lampronessa sponsa . .	7,3	71,5	31,5	2,5	20,5
Poecilonetta bahamensis ♀	8,3	71,0	32,0	1,0	19,0
Erionetta spectabilis . .	10,4	100,0	44,0	2,0	22,5
Merganser merganser ♀ .	10,6	100,0	40,0	2,5	19,0
Polionetta paecilorhyncha	11,5	93,0	39,0	1,0	23,5
Tachyeres cinereus . .	11,8	122,0	53,0	1,5	27,5
Anas boscas ♀	9,6	77,5	34,0	1,5	26,0
„ „ ♂	11,3	89,0	41,5	2,5	26,0
Leucoblepharon canadens.	14,0	162,0	73,0	3,0	28,5
Anser domesticus juv. .	8,8	109,0	45,0	sehr klein	16,0
„ „	13,3	132,0	55,0	3,5	31,0
„ ferus	14,2	144,0	58,0	2,0	26,5
Cereopsis novae-	16,3	163,0	75,0	6,0	30,0
hollandiae	15,0	175,0	67,0	2,5	24,0
Cygnus melanocoryphus .					
„ olor	18,0	218,0	83,0	3,5	27,0
„ „	20,3	243,0	92,0	—	—
„ cygnus	18,8	205,0	81,5	0	29,0
„ „	21,7	247,0	103,0	4,0	36,0
Pelecaniformes					
Phalacrocoracidae					
Phalacrocorax pygmaeus	8,5	78,0	29,0	sehr klein	10,5
„ graculus .	15,3	131,0	46,5	sehr klein	—
Plotidae					
Plotus anhinga	11,5	88,5	42,0	2,5	13,0
Sulidae					
Sula bassana	15,8	114,0	52,0	sehr klein	26,0
Pelecanidae					
Pelecanus crispus . . .	29,7	210,0	105,0	0	49,0

Länge des Ischium	Länge des Pubis	Länge des For. ischiadicum	Breite des For. ischiadicum	Länge des For. oblongum	
52,5	—	20,0	10,0	—	
54,0	87,0	20,0	10,5	Incisura	
51,0	75,0	22,0	11,0	Incisura	
46,0	77,0	20,0	11,5	Incisura	
59,0	82,0	25,0	12,0	Incisura	
60,0	90,0	24,0	13,0	Incisura	
32,0	49,0	13,0	6,5	Incisura	
42.0	62,0	16,0	9,0	Incisura	
67,0	96,0	25,0	12,0	Incisura	
67,0	102	21,0	13,0	Incisura	
32,0	52,0	13,0	5,5	20,0	
41,0	—	14,0	5,5	27,0	
39,5	65,5	16,0	6,5	27,0	
60,0	95,0	24,5	8,5	—	
58,0	87,0	23,0	8,5	43,5	
51,5	84,0	18,0	7,0	37,5	
74,0	121,5	32,5	11,5	56,0	
44,0	71,0	17,0	6,5	31,5	
50,0	80,0	19,0	8,0	35,0	
91,0	136,0	49,0	11,0	69,0	
56,0	96,0	38,0	11,0	—	Es wurden nur knöcherne Teile gemessen.
78,0	130,0	38,0	11,5	56,5	
86,0	140,0	46,0	12,0	63,0	
89,0	135,0	34,0	13,5	68,0	
101,0	157,0	51,0	12,0	82,0	
127,0	205,0	58,0	13,5	96,0	
146,0	230,0	—	—	112,0	
117,0	177,0	40,5	14,0	91,0	
147,0	208,0	78,0	18,5	108,0	
47,0	62,0	23,0	8,0	26,5	
73,0	97,0	31,5	11,25	43,0	
45,0	58,0	22,5	9,5	27,5	
74,5	107,0	38,0	16,0	Incisura	
118,0	165,0	52,0	22,5	76,0	

	Mittlere Länge eines Thoracalwirbels	Länge des ganzen Ilium	Länge des präacetabularen Ilium	Länge des Proc. pectinealis	Abstand zwischen den Acetabula
Accipitriformes					
Accipitres					
Falconidae					
Falco aesalon ♂	4,5	35,0	21,5	0	14,0
Cerchneis tinnunculus .	5,0	36,0	21,0	0	15,5
„ „ .	5,3	35,0	21,5	sehr klein	15,0
Ibycter chimango . . .	5,5	40,0	24,0	sehr klein	16,5
Accipiter nisus ♀ . . .	6,7	41,0	28,0	0	17,0
Circus cyaneus ♀ juv. .	8,5	54,0	37,5	0	18,0
Buteo buteo	8,8	64,0	42,0	0	17,5
Astur palumbarius ♀ juv.	10,7	69,0	46,0	0	18,5
Spizaetus ornatus . . .	10,8	82,0	51,0	0	22,0
Aquila fulva	16,0	119,0	79,0	0	31,0
Gypaetus barbatus . . .	16,7	135,0	79,0	0	43,0
Haliaetus albicilla . . .	18,5	133,0	87,0	0	31,0
Strigiformes					
Bubonidae					
Athene noctua	4,7	34,5	21,5	0	10,0
Asio otus	5,9	44,0	32,0	0	10,5
Syrnium aluco	6,7	51,0	34,5	0	13,0
Nyctea nyctea	11,7	75,5	51,0	0	22,0
Bubo bubo	10,7	85,0	54,5	0	21,0
„ „	12,5	96,0	65,0	0	23,0
Strigidae					
Strix flammea	6,7	49,0	30,0	0	12,5
Psittaciformes					
Loriidae					
Trichoglossus Meyeri .	3,6	21,0	11,0	0	9,5
„ ornatus .	4,6	30,0	16,5	0	10,5
„ cyanogrammus ♂	5,3	32,0	18,0	0	11,0
Eos cyanogenys ♀ . . .	5,4	35,0	19,0	0	12,5
Lorius domicella . . .	6,3	41,5	22,5	0	16,0
„ „ . . .	7,0	49,0	26,0	0	18,0
Cacatuidae					
Cacatua citrinocristata .	6,8	50,0	28,0	sehr klein	16,0
Plissolophus cristatus .	10,3	70,0	41,5	0	24,5
Psittacidae					
Loriculus exilis ♀ . . .	2,3	15,0	8,0	0	6,75
Melopsittacus undulatus	2,9	18,0	10,0	0	7,25
Agapornis pullaria . . .	2,9	18,5	10,5	0	8,5
Neophema elegans . . .	3,2	20,0	11,0	0	10,0
Palaeornis rosea . . .	3,6	24,5	13,0	0	9,25
Psittacula lunulata ♂ . .	3,9	25,5	13,0	sehr klein	10,5
Pyrrhura cruentata . .	4,7	30,0	16,5	0	15,0
Conuropsis carolinensis .	4,9	33,0	18,0	sehr klein	12,0
Platycercus dorsalis . .	5,0	35,0	20,0	sehr klein	16,0
Tanygnathus luzonensis	5,3	37,0	20,0	sehr klein	13,75
Prioniturus platurus . .	5,5	36,0	21,0	0	15,0
Aprosmictus scapulatus .	5,9	42,5	25,0	0	20,5
Eclectus polychlorus . .	6,3	50,0	26,5	0	16,5
Androglossus ochrocephalus	6,6	45,5	25,0	0	18,0

Länge des Ischium	Länge des Pubis	Länge des For. ischiadicum	Breite des For. ischiadicum	Länge des For. oblongum	
18,5	28,5	5,0	4,0	—	
15,5	30,0	6,5	4,5	—	
17,5	30,0	8,0	4,5	—	
21,5	34,0	10,0	6,0	—	Mittlere Partie des Pubis fehlt am Skelette, ist wohl bei lebenden Tieren knorpelig.
16,5	30,0	6,5	4,5	—	
20,0	35,0	7,5	6,0	—	
28,0	40,0	12,0	7,5	—	
31,0	48,0	13,0	8,5	—	
34,0	54,0	14,0	11,5	—	
51,0	76,0	18,5	14,5	—	
57,0	92,0	18,0	15,0	—	
57,5	89,0	21,0	15,5	—	
17,0	23,0	5,0	3,75	—	
18,0	25,0	6,0	4,5	—	
24,0	33,0	—	—	—	
41,0	52,5	13,5	8,0	—	
43,0	53,0	—	—	Incisura	
49,5	56,0	15,0	10,0	Incisura	
21,0	30,0	8,0	5,75	Incisura	
15,5	22,0	4,75	3,0	Incisura	
22,0	29,0	6,0	3,5	Incisura	
22,0	30,5	6,75	4,0	Incisura	
26,0	36,0	7,5	4,25	Incisura	
30,0	40,0	9,0	5,5	Incisura	
32,0	40,0	10,0	5,5	Incisura	
32,0	42,0	9,0	5,5	20,0	For. oblongum ist bloß durch die Berührung d. Pubisendes mit dem Ischium verschlossen.
41,0	55,0	12,0	7,0	Incisura	
11,0	15,0	4,0	2,0	7,0	
13,25	17,5	4,0	2,0	9,25	
15,0	19,0	4,0	2,5	Incisura	
16,0	19,5	4,75	2,5	Incisura	
17,0	21,5	5,75	3,0	Incisura	
20,5	27,0	6,5	3,0	13,5	
21,0	29,5	6,0	3,25	—	
21,0	29,0	5,5	4,75	Incisura	
21,0	35,0	5,5	3,5	Incisura	
27,5	32,5	8,0	3,75	18,5	
25,5	35,0	7,5	4,0	Incisura	
25,0	42,5	7,5	5,0	Incisura	
36,0	49,5	11,5	5,75	Incisura	
29,5	43,5	8,0	4,75	Incisura	

	Mittlere Länge eines Thoracalwirbels	Länge des ganzen Ilium	Länge des präacetabularen Ilium	Länge des Proc. pectinealis	Abstand zwischen den Acetabula
Dasyptilus pesqueti . .	8,8	54,5	29,5	sehr klein	22,5
Stringops habroptilus . .	9,4	91,0	52,0	0	31,0
Psittacus erythacus . .	9,9	50,5	27,5	0	17,0
Coraciiformes					
Coraciae					
Coraciidae					
Coracias temmincki . .	4,8	42,0	19,5	0	18,0
Halcyones					
Alcedinidae					
Alcedo ispida	—	—	—	0	—
Halcyon chloris	3,3	25,0	12,5	0	12,5
Cittura sanghirensis . .	3,5	25,0	—	—	—
Sauromarptis gaudichaudi ♂	4,1	31,0	14,0	sehr klein	16,0
Bucerotes					
Bucerotidae					
Buceros manilae	—	—	—	sehr klein	—
„ rhinoceros . . .	—	—	—	sehr klein	—
Rhytidoceros plicatus ruficollis	—	95,0	37,5	sehr klein	26,5
Dichoceros bicornis . .	—	106,5	46,0	1,0	25,0
Tokus fasciatus	7,3	36,5	15,0	0,75	15,0
Ceratogymna atrata . .	7,5	83,0	33,5	sehr klein	28,0
Anthracoceros convexus .	12,7	71,0	30,0	sehr klein	19,5
Upupae					
Upupidae					
Upupa epops	4,8	24,0	11,0	0	11,5
Meropes					
Meropidae					
Meropogon forsteni ♂ .	5,0	20,25	9,25	0	13,5
Caprimulgi					
Caprimulgidae					
Caprimulgus europaeus .	3,4	24,0	—	0	14,5
Cypseli					
Cypselidae					
Collocalia fuciphaga ♀ .	—	—	—	0	—
Cypselus apus	3,0	19,5	9,5	0	12,5
„ „	3,1	20,0	9,5	0	12,0
Colii					
Coliidae					
Colius nigricollis . . .	3,0	27,0	12,5	0	11,0
Coccyges					
Musophagi					
Musophagidae					
Turacus meriani	6,0	41,0	21,0	5,5	17,0
Cuculi					
Cuculidae					
Rhinortha chlorophaea ♂	3,8	22,0	12,5	1,25	10,0
Cuculus canorus	4,9	27,0	15,0	0,75	18,5
Lepidogrammus cumingi	5,2	35,0	17,5	3,5	14,5
Phoenicophaes calorhynchus	5,9	37,0	20,5	2,5	14,5
Guira guira	5,9	31,5	15,5	—	10,5

Länge des Ischium	Länge des Pubis	Länge des For. ischia-dicum	Breite des For. ischia-dicum	Länge des For. oblongum	
38,5	52,0	11,0	5,5	Incisura	
56,0	72,0	14,5	9,0	28,5	
36,5	45,5	9,5	6,0	Incisura	
20,0	32,0	6,5	3,5	—	
—	—	—	—	—	
13,5	17,5	5,5	2,5	—	For. oblongum ist links 8, rechts nur 5,5 mm lang.
13,5	18,0	5,25	2,5	—	
17,5	23,0	6,0	3,0	Incisura	
—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	
58,0	65,0	20,5	12,0	34,0	
63,5	81,0	23,0	15,0	47,0	
23,5	26,0	10,5	6,0	15,5	
50,0	60,0	21,0	12,0	29,5	
40,0	44,5	13,5	10,0	23,5	
15,0	27,0	5,75	3,0	9,25	Proc. pectinealis ist links vorhanden, sehr klein.
11,0	14,0	4,25	2,5	—	
13,0	21,0	3,5	2,0	—	
—	—	—	—	—	
14,5	23,0	4,5	2,25	10,0	
15,0	23,0	5,0	2,5	10,5	
20,0	30,0	5,25	3,0	—	
21,0	33,0	4,5	5,0	—	
13,0	19,0	4,5	3,0	6,5	
17,0	29,0	6,0	3,5	9,0	
19,5	26,0	7,0	5,5	—	
20,0	26,0	7,5	5,0	9,0	
17,5	24,0	6,0	4,0	12,0	

	Mittlere Länge eines Thoracalwirbels	Länge des ganzen Ilium	Länge des präacetabularon Ilium	Länge des Proc. pectinealis	Abstand zwischen den Acetabula
Eudynamis melanorhyncha ♂	6,0	35,0	18,0	1,0	18,0
Pyrrhocentor celebensis	6,5	37,5	20,5	4,0	16,0
Scansores					
Capitones					
Capitonidae					
Chotorhea versicolor . .	4,3	38,0	15,5	sehr klein	8,5
Rhamphastides					
Rhamphastidae					
Pteroglossus wiedi . . .	6,5	52,0	20,0	sehr klein	11,0
Rhamphastos dicolorus .	7,0	56,5	24,0	0,5	15,5
„ „ .	7,1	56,5	24,0	0,75	15,0
„ toco . . .	7,8	63,0	28,0	sehr klein	15,5
Piciformes					
Pici					
Picidae					
Jynx torquilla	3,0	22,0	9,5	0	7,25
Dryocopus bicolor . . .	—	—	—	0	—
Gecinus canus	—	—	—	sehr klein	—
Dendrocopus major . .	—	—	—	sehr klein	—
Chrysophlegma miniatum	4,0	33,5	14,0	sehr klein	13,0
Picus spec.?	5,0	42,5	20,0	sehr klein	15,0
„ martius	6,9	50,0	21,0	0	18,0
Menuriformes					
Menuridae					
Menura superba	10,0	70,0	—	sehr klein	18,0
Passeriformes					
Mesomyodi (Oligomyodae)					
Cotingidae					
Chasmorhynchus tricarunculatus	6,3	44,0	26,0	0	17,0
Acromyodi					
Hirundinidae					
Hirundo javanica . . .	2,4	13,75	6,75	sehr klein	9,5
Turdidae					
Turdus musicus	4,0	30,5	16,0	0	13,5
Merula vulgaris	4,2	29,0	16,0	0	13,0
Artomidae					
Artamus leucogaster ♀ .	3,2	21,5	11,0	0	9,5
Sylvidae					
Phylloscopus bonellii .	2,3	12,5	6,0	sehr klein	5,5
Prionopidae					
Pseudorhectes holerythrus ♂	4,1	30,0	16,25	0	11,0
Laniidae					
Lanius excubitor . . .	3,6	25,0	13,5	sehr klein	10,0
Gymnorhina leuconota .	6,4	46,0	24,5	sehr klein	15,0
Sittidae					
Sitta europaea	2,4	16,5	8,0	sehr klein	5,75
Meliphagidae					
Xanthotis rubiensis . .	3,5	23,0	12,0	sehr klein	8,5
Drepanididae					

Länge des Ischium	Länge des Pubis	Länge des For. ischiadicum	Breite des For. ischiadicum	Länge des For. oblongum	
21,5	37,5	7,5	4,5	12,0	
20,0	24,0	7,5	6,0	11,5	
24,5	29,0	7,0	4,0	15,0	
32,0	41,0	10,0	6,0	21,0	
34,0	47,0	11,5	6,0	20,5	
34,5	45,0	11,0	6,0	20,5	
36,0	47,0	12,0	6,5	20,0	For. oblongum ist bloß durch die Berührung des Pubisendes mit dem Ischium verschlossen.
14,5	19,0	6,0	2,75	—	For. oblongum ist bloß durch die Berührung des Pubisendes mit dem Ischium verschlossen.
—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	
20,5	32,0	7,5	4,0	13,5	
27,5	37,0	8,5	4,5	13,0	
34,0	46,5	10,0	—	20,0	
30,0	43,0	12,0	8,5	16,5	
25,5	30,5	6,0	3,75	16,0	
10,5	12,5	3,5	1,5	—	
17,5	22,5	5,5	3,5	7,75	
19,0	23,5	5,5	4,0	7,5	
14,0	18,5	5,0	3,0	8,5	
8,0	11,0	2,75	—	—	
20,0	26,5	5,5	4,25	10,25	
16,0	20,0	5,50	3,0	9,0	
26,5	37,5	9,75	6,0	18,0	
12,5	17,0	4,0	2,25	9,25	
14,0	19,5	5,0	3,0	9,0	

	Mittlere Länge eines Thoracalwirbels	Länge des ganzen Ilium	Länge des präacetabularen Ilium	Länge des Proc. pectinealis	Abstand zwischen den Acetabula
Oreomystes bairdi ♀ . .	1,9	13,5	7,0	0	6,5
Himatione sanguinea ♀	2,4	14,25	7,25	0	4,25
Loxioides bailleui ♀ . .	3,3	20,5	11,5	0	11,0
Alaudidae					
Alauda arvensis	3,0	20,5	11,0	sehr klein	10,75
Fringillidae					
Serinus hortulanus . . .	2,3	12,0	6,0	sehr klein	6,5
Cannabina sanguinea . .	2,7	15,5	8,5	0	7,0
Fringilla coelebs ♂ . .	2,8	16,5	8,75	0	8,5
Passer domesticus ♂ . .	3,1	18,0	8,5	0	8,0
Cardinalis virginianus ♂	3,2	21,0	11,0	sehr klein	9,5
Psittirostra psittacea . .	3,3	23,5	12,5	sehr klein	11,5
Loxia curvirostra . . .	3,1	19,0	10,0	0	9,0
Coccothraustes coccothraustes	3,7	22,5	11,0	sehr klein	9,5
Coccothraustes coccothraustes	3,7	22,5	—	—	—
Tanagridae					
Tachyphonus coronatus .	3,0	18,0	9,5	0	8,0
Ploceidae					
Munia formosana . . .	2,3	13,0	6,75	0	4,75
Hyphontornis cucullata .	3,4	19,0	10,0	0	7,0
Icteridae					
Leistes guianensis . . .	3,6	26,0	13,0	0	13,0
Dolichonyx oryzivorus .	3,7	20,0	10,0	0	7,75
Sturnidae					
Scissirostrum dubium .	3,6	23,5	11,0	0	9,25
Sturnus vulgaris	4,3	29,0	15,0	sehr klein	12,5
Pastor roseus	4,4	28,0	14,0	sehr klein	11,0
Enodes erythrophrys . .	4,4	31,0	15,5	0	12,0
Macruropsar magnus . .	4,4	33,0	16,0	0	12,5
Eulabetidae					
Lamprocorax neglecta ♀	3,9	26,0	13,0	sehr klein	9,25
Eulabes intermedia . .	5,9	44,0	23,0	0	15,5
Mino dumonti ♂ . . .	6,0	41,5	22,0	sehr klein	15,0
Oriolidae					
Oriolus galbula ♂ . . .	4,3	27,0	13,5	0	11,5
Paradiseidae					
Schlegelia wilsoni ♂ . .	3,6	26,5	13,0	sehr klein	8,75
Uranornis rubra ♂ . . .	6,1	40,0	20,5	sehr klein	11,0
Paradisea augustae victoriae ♀	5,6	40,0	21,5	0	11,5
Paradisea augustae victoriae ♂	6,4	44,0	24,0	0	10,75
Ptilonorhynchidae					
Aeluroedus geislerorum ♂	5,0	35,0	18,75	0	11,75
Corvidae					
Streptocitta torquata . .	5,0	37,0	19,0	sehr klein	13,5
Pica pica	5,5	40,0	21,0	sehr klein	13,5
„ „	5,7	42,0	22,0	sehr klein	12,5
Pyrrhocorax alpinus . .	6,3	50,0	26,0	sehr klein	15,0
Corvus corax	10,7	78,0	41,0	0	24,5

Länge des Ischium	Länge des Pubis	Länge des For. ischiadicum	Breite des For. ischiadicum	Länge des For. oblongum
10,5	11,0	2,75	1,75	5,25
10,0	11,5	3,0	2,25	4,75
15,5	16,5	4,5	2,75	8,0
15,0	18,0	4,0	2,0	7,5
9,0	10,75	2,0	1,0	4,0
10,0	13,0	3,5	1,75	4,5
12,0	14,5	3,75	2,0	5,0
13,0	17,0	4,5	2,5	6,0
14,5	18,5	4,0	2,5	8,0
15,5	18,5	5,5	2,5	8,5
13,5	17,0	5,0	3,0	7,75
16,0	18,5	6,0	3,0	6,5
—	—	—	—	—
13,5	16,0	4,0	2,0	7,0
9,75	10,25	3,0	1,75	5,5
13,0	17,5	4,5	2,5	8,75
16,5	19,5	5,5	3,0	7,5
13,25	16,5	3,5	2,5	7,75
16,5	18,5	5,0	2,75	10,0
18,0	19,5	5,5	3,5	10,5
18,5	20,0	6,25	3,5	10,5
20,0	23,0	6,5	3,75	11 5
21,0	25,0	6,5	3,5	12,5
17,0	20,5	6,0	3,5	11,0
31,0	35,0	9,0	5,0	18,0
23,0	31,0	9,0	5,0	16,5
17,0	22,0	5,5	3,0	9,5
16,0	22,5	6,0	3,25	9,5
25,0	31,0	8,5	5,0	14,5
22,5	29,0	8,0	5,5	14,0
25,5	32,5	7,75	6,0	14,0
23,0	29,0	7,0	4,25	12,5
24,5	27,0	8,0	4,5	15,75
22,0	31,0	7,0	5,0	12,5
26,5	33,0	7,5	5,5	12,5
30,0	43,0	9,0	6,5	—
46,0	61,0	14,0	11,5	21,0

Dem Beispiele Fürbringers (1888) folgend, habe ich in den hinten angefügten Tabellen die Größe der untersuchten Knochen jeweils in Thoracalwirbellängen ausgedrückt. Bei der Verwendung dieser Einheit waren die gleichen Gründe maßgebend, die auch Fürbringer seiner Zeit veranlaßten, dieselbe allen anderen vorzuziehen. Er sagt: „Es bedarf wohl keiner ausführlichen Erklärung, daß ich hier keine absoluten Zahlenangaben mache. Letztere . . . sind . . . wegen der verschiedenen Körpergröße der verschiedenen Tiere an sich nicht geeignet, dem Leser eine sofortige klare Anschauug über die Größenverhältnisse zu geben. Dies gelingt nur den relativen Zahlen. Für diese bildet die Bestimmung der richtigen Einheit die Hauptaufgabe. Die nach dem gewöhnliche Brauche als solche gewonnene Körperlänge resp. Scheitelsteißlänge erschien mir für den vorliegenden Zweck nicht besonders geschickt, da es hier darauf ankam, eine richtige Anschauung über das relative Verhalten zur Rumpfgröße zu bekommen, die Körperlänge der Vögel aber weniger durch diese als durch die sehr wechselnde Halslänge bestimmt wird. Die vordere Grenze des Rumpfes präzis zu bestimmen und danach die Rumpfausdehnung zu messen, hat große praktische Schwierigkeiten; ich zog deshalb vor, das mittlere Maaß einer Dorsalwirbellänge (aus fünf Dorsalwirbeln berechnet) zu wählen, wobei ich mir indessen wohl bewußt bin, das Ideal der rechten Einheit lange noch nicht erreicht zu haben.“ Wie aus der zunächst folgenden Zusammenstellung ersichtlich, zeigen verschiedene Individuen derselben Spezies so große Abweichungen in den auf solche Weise erhaltenen Zahlen, daß ich in den Tabellen nur eine Dezimalstelle angegeben habe. Oft erwies sich auch diese noch als eine überflüssige Genauigkeit, wurde jedoch der Einheitlichkeit in der Darstellung wegen beibehalten.

Ich komme nun auf die Beziehungen zwischen der Lebensweise und der allgemeinen Beckenform zu sprechen. Vor allem interessierte mich die starke Längenausdehnung der Darmbeine. Auch die Breite des Beckens, speziell der Abstand der Acetabula voneinander, schien mir von der Lebensweise der Vögel abhängig zu sein. Als meine ersten Messungen interessante Übereinstimmungen unter den einander fremden, nur durch gleiche Lebensweise ähnlichen Arten ergaben, dehnte ich die Untersuchungen auf eine möglichst große Zahl von Arten aus. Außer der Iliumlänge und dem Acetabularabstand wurden ferner noch die Längen des prä- und des postacetabularen Ilium und die

	Tetrao medius	„ „	„ „	„ „	„ „	Lagopus lagopus	„ „	„ „	„ „	„ „	Alca torda	„ „	Rhamphastos dicolorus	„ „	Cypselus apus	„ „
Länge des For. ischiadicum in Prozenten der Länge des des postacetabularen Ilium ausgedrückt	36	36	34	links 28 rechts 23	33	36	46	39	35	39	41	40	35	34	45	48
Breite des For. ischiadicum in Prozenten seiner Länge ausgedrückt	36	43	47	links 50 rechts 58	41	63	53	56	59	52	45	50	52	55	50	50
Iliumlänge, Acetabularabstand als Einheit genommen	2,2	2,1	2,2	2,2	2,1	1,8	1,8	1,8	1,9	1,8	5,0	4,6	3,6	3,8	1,6	1,7
Abstand der Acetabula in Thw. L.	3,8	4,0	3,9	3,8	3,9	4,2	4,2	4,3	4,0	4,4	1,7	1,8	2,2	2,1	4,2	3,9
Länge des postacetabularen Ilium in Prozenten d. Länge des präacetabularen Ilium ausgedrückt	83	81	82	91	84	61	51	62	65	73	76	79	135	135	105	111
Länge des Pubis in Thw. L.	6,9	6,7	6,6	6,9	6,8	5,9	5,4	5,6	5,9	6,0	7,9	7,9	6,7	6,2	7,7	7,4
Länge des Ischium in Thw. L.	4,6	4,5	4,6	4,4	4,6	4,1	3,9	3,4	3,6	3,8	5,0	5,4	4,9	4,9	4,8	4,8
Länge des postacetabularen Ilium in Thw. L.	3,9	3,7	3,7	4,0	3,8	2,8	2,6	2,9	2,9	3,2	3,8	3,7	4,7	4,6	3,3	3,4
Länge des präacetabularen Ilium in Thw. L.	4,7	4,6	4,6	4,3	4,6	4,6	5,1	4,6	4,6	4,5	4,9	4,8	3,4	3,4	3,2	3,1
Länge des ganzen Ilium in Thw. L.	8,6	8,3	8,3	8,3	8,4	7,4	7,7	7,5	7,5	7,7	8,7	8,5	8,1	8,0	6,5	6,5
Mittlere Länge eines Thoracalwirbels	12,8	12,9	13,3	13,4	13,4	7,8	7,9	8,0	8,1	8,3	7,2	7,3	7,0	7,1	3,0	3,1

Größe des Processus pectinealis mit Hinblick auf die Lebensweise studiert. Über die Detailergebnisse dieser Untersuchungen, sowie über einige Schlüsse allgemeineren Charakters berichten folgende Zeilen. Über die relative Größe der einzelnen Teile sämtlicher von mir untersuchten Vogelbecken orientieren ausführlich die beigegebenen Tabellen II—XII.

Die kürzesten **Darmbeine** — 4—5 Thw. L. — unter allen untersuchten Vögeln finden sich bei Meropogon, Tockus, Upupa, Ardea, und Tringoides. Kleine Darmbeine — 5—6 Thw. L. — besitzen Psittacus, Trichoglossus und Anthracoceros, ein Teil der Coccyges und wenige Passeriformes. Die überwiegende Mehrzahl der Vögel besitzen mittelgroße Darmbeine, deren Länge 8 Thw. L. nicht überschreitet. Es sind die Ordnungen Ardeiformes (exkl. Ajaja und Platalea mit 8,3 Thw. L.), Phoenicopteriformes, Accipitriformes, Strigiformes, Psittaciformes, Coccyges und Passeriformes, welche hauptsächlich diese Mehrzahl bedingen; diesen gesellen sich zu die meisten Columbiformes und Coraciiformes, außerdem Rhea, Penelope, Rallina, Porzana, Gallinula, Eudyptula, Procellaria, Limosa, Scolopax, Pelecanus, Sula, Plotus, Picus, Ramphastos und Pteroglossus. Großes Ilium — 8—10 Thw. L. — treffen wir bei Tinamus, Goura, Fulica, Notornis, Spheniscus, Podiceps, Phalacrocorax, Stringops, Coracias, Colius, Rhamphastos, Chrysophlegma, Picus, Chortorhea, Apteryx und Dromaeus, ferner bei den Pteroclidiformes, Lariformes, Alciformes und den meisten Charadriiformes und Anseriformes an. Durch sehr lange Darmbeine sind nur wenige Gattungen ausgezeichnet. Hier sind zu nennen: Struthio, Casuarius, Colymbus, Podiceps, Anser, Tachyeres, Leucoblepharon, Cygnus und Chauna. Hinsichtlich der Größe des Ilium bei den einzelnen Gattungen sei auf Tabelle VI verwiesen.

Vergleichen wir die obigen Angaben, oder noch besser solche der Tabelle VI, mit den in Kapitel II mitgeteilten über die Lebensweise der untersuchten Vögel, so können wir nicht umhin, einen gewissen Zusammenhang zwischen der verschiedenartigen Lebensweise bzw. Funktion der hinteren Extremitäten der Vögel einerseits, und der Größe ihrer Darmbeine andererseits zu konstatieren. So kommen die großen und größten Darmbeine den besten Läufern (Ratitae) und besten Schwimmern (Podicipediformes, Sphenisciformes, Colymbiformes, Anseriformes) zu; die ausgesprochenen Land- und Scharrvögel wie Galliformes, Tinamiformes und Pteroclidiformes, dann die meisten Charadriiformes, als echte Sumpf- und Strandvögel, sind fast ausnahmslos durch große Darmbeinmaße

gekennzeichnet. Hingegen haben die meisten Baumvögel, sowie die „Raubvögel" nur kleine und mittelgroße Darmbeine, was auch im Einklange mit der Gebrauchsweise der hinteren Extremitäten bei diesen Formen steht. Da sie viel mehr sitzen oder auch fliegen, als sie gehen oder hüpfen, bedürfen sie keiner so starken Beckenmuskulatur als die flinken Läufer und Schwimmer. Der Erdpapagei Neuseelands, Stringops habroptilus, besitzt infolge der schreitenden und laufenden Bewegungsart viel stärker als bei den anderen Papageien entwickelte Darmbeine; während bei diesen die Maaße zwischen 5 und 9 Thw. L. variieren, erreichen die Darmbeine von Stringops die ansehnliche Länge von 9,7 Thw. L.

Betrachten wir die **Ausdehnung des präacetabularen Teiles des Ilium** innerhalb der untersuchten Vögelgruppen, so sehen wir, daß die kleinsten Maaße dem Meropogon (nur 1,9 Thw. L.) und dem Tockus (2,1 Thw. L.) zukommen. Kleines präacetabulares Ilium — 2—4 Thw. L. — besitzen: alle Ardeiformes, Pelecaniformes, Phoenicopteriformes, Coccyges, Scansores, Piciformes und Passeriformes, viele Anseriformes, Columbiformes und Psittaciformes, meiste Coraciiformes, ferner Struthio, Rhea, Dromaeus, Penelope, Cariama, Notornis, Colymbus, Podiceps, Phaetusa, Sterna, Procellaria, Tringoides, Limosa und Menura. Von mittlerer Größe — 4—5 Thw. L. — ist das präacetabulare Ilium bei folgenden Vögeln: alle Alciformes und Accipitriformes, meiste Galliformes und Charadriiformes, viele Anseriformes und Strigiformes, sowie Otidiphaps, Pteroclis, Syrrhaptes, Porzana, Fulica, Psophia, Balearica, Podiceps, Eudyptula, Procellaria, Diomedea, Larus, Rhynchops, Cacatua, Aprosmictus, Eclectus, Coracias, Colius und Ceratogymna. Großes präacetabulares Ilium — 5—6 Thw. L. — besitzen: Casuarius, Apteryx, Tinamus, Lagopus, Grossoptilum, Lophortyx, Spheniscus, Oedicnemus, Machetes, Leucoblepharon, Syrnium, Bubo, Asio und Stringops. Chauna besitzt das größte präacetabulare Ilium unter sämtlichen von mir untersuchten Vögeln; es erreicht hier 6,4 Thw. L.

Vergleicht man die Tabelle VII, welcher die obigen Angaben entnommen sind, mit der Tabelle VI, so sieht man, daß im allgemeinen die Länge des präacetabularen Ilium nicht ohne Einfluß auf Größenzunahme in der Gesamtlänge des Ilium ist. Der Einfluß der verschiedenen Lebensweise auf die Ausdehnung des präacetabularen Ilium ist nicht so ausgesprochen wie beim ganzen Ilium, was vielleicht auf den Umstand zurückzuführen ist, daß die Beinmuskulatur, die sich an der Pars glutaea ansetzt, bei der

Ausübung ihrer Funktion in einzelnen Vogelgruppen weniger verschieden in Anspruch genommen wird, als jene der Pars renalis. Jedoch wird auch hier dem Leser, wenn er die Tabelle VII etwas genauer studiert, manches auffallen, was mit den allgemeinen Betrachtungen, welche wir in diesem Kapitel anstellen, ziemlich gut übereinstimmt. Man beachte z. B. die starke Entwicklung des präacetabularen Ilium bei den Accipitriformes und Strigiformes, deren Muskulatur des präacetabularen Beckens beim Fangen der Beute besonders stark beansprucht wird; auch sieht man, daß alle Lauf-, Schreit-, Sumpf- und Wasservögel mit starker Inanspruchnahme der gesamten Beinmuskulatur einerseits und die meisten Baumvögel mit schwacher Beanspruchung derselben andererseits im allgemeinen größere bzw. kleinere präacetabulare Darmbeinteile besitzen. Der Erdpapagei, welcher seine Lebensgewohnheiten so sehr dem Bodenleben angepaßt hat, zeichnet sich durch eine für die übrigen Papageien ganz enorme Ausdehnung des präacetabularen Ilium, bis 5,5 Thw. L., aus.

Beim **postacetabularen Ilium** ist eine größere Variabilität der Länge zu beobachten als beim präacetabularen Ilium. Das kleinste postacetabulare Ilium fand ich bei Accipiter mit 1,9 Thw. L. und Tringoides, Asio, Nyctea und Meropogon mit 2,1 Thw. L. Bei folgenden Vögeln ist das postacetabulare Ilium sehr klein, bis 3 Thw. L.: alle Accipitriformes (ausgenommen Gypaetus) und Strigiformes, viele Psittaciformes und Passeriformes, meiste Coccyges, ferner Lagopus, Perdix, Macropygia, Porzana, Ardea, Meropogon, Upupa und Tockus. Klein — 3—4 Thw. L. — ist es bei den Alciformes, vielen Galliformes, Columbiformes und Ardeiformes, sowie bei Pteroclis, Syrrhaptes, Balearica, Eudyptula, Procellaria, Diomedea, Limosa, Gallinago, Scolopax, Phoenicopterus, Pelecanus, Sula und Plotus. Viele der untersuchten Vögel besitzen ein mittelgroßes — 4—5 Thw. L. — postacetabulares Ilium. Hierher gehören: alle Scansores und Piciformes, die meisten Gruiformes und Lariformes, viele Galliformes und Charadriiformes, einige Anseriformes, ferner Rhea, Tinamus, Didunculus, Fulica, Spheniscus, Diomedea, Ciconia, Ajaja, Platalea, Sauromarptis, Coracias und Colius. An diese Formen schließen sich nun diejenigen mit großem (bis 6 Thw. L.) postacetabularem Ilium an, z. B. viele Anseriformes, Casuarius, Dromaeus, Goura, Notornis, Rhynchops, Otis, Phalacrocorax und Chotorhea. Sehr langes — 6—8,5 Thw. L. — postacetabulares Ilium kommt Casuarius, Struthio, Podiceps, Colymbus, Leucoblepharon, Cygnus und Ceratogymna zu.

Obige Übersicht ist auf Grund der Daten der Tabelle VIII zusammengestellt. Eine Betrachtung derselben in Kombination mit Tabelle VI zeigt, daß in den meisten Fällen die Gesamtlänge des Ilium sehr stark von der Dimension des postacetabularen Ilium abhängt. Daher zeigen auch die beiden Tabellen das gleiche Bild, indem die meisten Zahlengruppen in den vertikalen Reihen in beiden Tabellen annähernd die gleiche Stelle einnehmen, mehr oder weniger gleich hoch oder tief. Es treffen daher die bei der Beschreibung der Iliumlänge ausgeführten allgemeinen Betrachtungen auch auf das postacetabulare Ilium ziemlich genau zu, so daß ich diesen nichts mehr zuzufügen habe.

Drücken wir die **Länge des postacetabularen Ilium in Prozenten der Länge des präacetabularen Ilium** aus, so gelangen wir zu folgenden Ergebnissen: Am kürzesten ist das postacetabulare Ilium im Vergleich mit dem präacetabularen bei Athene und Asio, bei denen es 40 % der präacetabularen Länge nicht überschreitet: zwischen dieser unteren Grenze und dem Zustande, in dem das postacetabulare Ilium dem präacetabularen an Größe gleichkommt, schwanken die Maaße der meisten Vögel; es gehören hierher alle Procellariiformes, Pteroclidiformes, Sphenisciformes, Alciformes, Accipitriformes, Strigiformes, Psittaciformes und Coccyges, die meisten Galliformes, Columbiformes, Charadriiformes und Passeriformes, viele Ardeiformes, ferner Tinamus, Apteryx, Porzana, Balearica, Psophia, Chauna, Pelecanus und Halcyon. Sehr wenig bis anderthalbmal länger als das präacetabulare Ilium ist das postacetabulare Ilium bei allen Piciformes, den meisten Lariformes, Anseriformes, Coraciiformes und Scansores, vielen Ardeiformes, wenigen Passeriformes, ferner Casuarius, Rhea, Megapodius, Crax, Agelastes, Carpophaga, Didunculus, Goura, Fulica, Cariama, Notornis, Numenius, Oedicnemus, Plotus, Sula und Guira. Mehr als anderthalbmal länger ist das postacetabulare Ilium nur bei wenigen Vögeln; Dromaeus, Pteroglossus, Rhytidoceros, Podiceps und Cygnus weichen noch wenig von diesem Verhältnis ab, wo hingegen ganz enormen Verhältnissen wir bei Phalacrocorax und besonders bei Colymbus und Struthio begegnen, bei denen die Zahlen zwischen 170 % und 250 % schwanken. So sehen wir, daß das postacetabulare Ilium verglichen mit dem präacetabularen sehr kurz sein kann, in einigen Fällen sogar hinter der Hälfte seiner Länge zurückbleibt, während es andererseits auch vorkommt, daß jenes sehr stark ausgebildet ist. In letzterem Falle erreicht

das postacetabulare Ilium sogar das zwei- bis zweieinhalbfache der Länge des präacetabularen Ilium.

Wie aus den Angaben, welche ich bei der Beschreibung der Längenausdehnung des prä- und des postacetabularen Ilium machte, hervorgeht, schwanken die auf das postacetabulare Ilium sich beziehenden Maße stärker als diejenigen des präacetabularen, woraus sich ohne weiteres ergibt, daß die Schwankungen der in der Tabelle IX wiedergegebenen prozentualen Verhältnisse in erster Linie auf Kosten der Variabilität des postacetabularen Ilium zu setzen sind. Aus der Betrachtung der Tabelle IX ergibt sich, daß es wiederum die spezialisierten Ordnungen sind, deren Gattungen die größten bzw. die kleinsten Zahlen zeigen. Man betrachte auf diesen Punkt hin die Ratitae, Podicipediformes, Colymbiformes, Anseriformes, Pelecaniformes und speziell Scansores, Piciformes und einige Coraciiformes einerseits und die Accipitriformes, Strigiformes, Psittaciformes und Coccyges andererseits. Besonders interessant ist das Verhalten der Baumvögel, unter denen die zuerst erwähnten entweder große Tiere oder sehr geschickte, die Baumstämme von unten nach oben erkletternde Kletterer sind, so daß ihre postacetabulare Muskulatur ganz besonders stark beansprucht wird. Die Psittaciformes und Coccyges dagegen gebrauchen ihre Beinmuskulatur gleichmäßiger: jene klettern mit Hilfe der Füße und des Schnabels nicht bloß aufwärts, sondern auch abwärts, während diese im allgemeinen überhaupt schlechte Kletterer sind. Daher kommt es auch, daß die Piciformes, Scansores und manche Coraciiformes durch stark entwickelte postacetabulare Darmbeinteile ausgezeichnet sind, wo hingegen die Psittaciformes und Coccyges kleinere Maaße aufweisen.

Ein deutlicher Einfluß der verschiedenen Lebensweise ergab sich auch in bezug auf den **Abstand der Acetabula voneinander** kurz „Acetabularabstand" genannt. Durch relativ kleinen Acetabularabstand (bis 2 Thw. L.) zeichnen sich aus: alle Ratitae, Podicipediformes, Colymbiformes, Sphenisciformes, Procellariiformes, Pelecaniformes, Ardeiformes und Strigiformes, einige Anseriformes und Accipitriformes, ferner Fulica, Rallina, Porzana, Cariama, Alca, Tringoides, Psittacus, Guira, Anthracoceros, Pteroglossus, Rhamphastos, Chotorhea, Paradisea, Uranornis, Himatione, Menura und Phoenicopterus. Die meisten der untersuchten Gattungen besitzen einen mittelgroßen Acetabularabstand (2—3 Thw. L.). Hierher gehören: alle Piciformes, die meisten Passeriformes, Psittaciformes,

Coccyges, Accipitriformes, Anseriformes und Charadriiformes, viele Galliformes, ferner Goura, Psophia, Balearica, Uria, Larus, Platalea, Tockus, Upupa, Meropogon und Rhamphastos. Ein großer Acetabularabstand findet sich bei allen Columbiformes (exkl. Goura), den meisten Lariformes, vielen Coraciiformes, einigen Galliformes und Passeriformes, bei Notornis, Oedicnemus, Belonopterus, Machetes, Platycercus, Neophron, Pyrrhura, Stringops, Aprosmictus Cuculus. Einem sehr großen Acetabularabstand — 4—5 Thw. L. — begegnen wir nur bei wenigen Vögeln. Hier sind vor allem die Gattungen Tetrao, Lyrurus, Lagopus, Pteroclis, Syrrhaptes, Otis, Cypselus und Caprimulgus zu nennen. Den größten Acetabularabstand (4,8 Thw. L.) fand ich bei Lagopus und Tinamus.

Schon bei flüchtiger Betrachtung der Tabelle X fällt auf, daß die Ratitae, Podicipediformes, Colymbiformes, Sphenisciformes, Ardeiformes und Pelecaniformes in ihr am weitesten oben stehen und enggeschlossene Zahlengruppen bilden. Es sind gerade die spezialisierten Lauf-, Schwimm- und Watvögel, welche hierher gehören und den kleinsten Acetabularabstand aufweisen. Ferner konstatiert man, daß in der letzten horizontalen Reihe, Cypselus und Caprimulgus ausgenommen, lauter Scharrvögel (Galliformes, Pteroclidiformes) stehen, und diese somit den größten Acetabularabstand aufweisen.

Vergleichen wir die **Länge des ganzen Ilium mit der Größe des Acetabularabstandes**, so bekommen wir folgende Resultate. Die breiteste, also zugleich auch die kürzeste Beckenform kommt den Gattungen Hirundo (1,4 Actb.), Meropogon und Cuculus (1,5 Actb.) zu; sehr kurze bis mittelkurze und breite Becken — bis 4 Actb. — besitzen alle Galliformes, Tinamiformes, Pteroclidiformes, Columbiformes, Lariformes, Charadriiformes, Accipitriformes, Strigiformes, Psittaciformes, Coccyges, Coraciiformes, Piciformes und Passeriformes, ferner viele Anseriformes und Ardeiformes sowie Menura, Notornis, Balearica, Uria, Procellaria und Rhamphastos; bei folgenden Vögeln ist das Becken eng und ziemlich lang (4—6 Actb.): Procellariiformes, Alciformes, meiste Ardeiformes, viele Anseriformes, ferner Phoenicopterus, Psophia, Porzana, Rallina, Eudyptula, Pelecanus, Sula, Chotorhea und Pteroglossus; sehr lange und enge Beckenform (von 6 Actb. ab) treffen wir bei allen Ratiten, ferner bei Colymbus, Podiceps, Spheniscus, Cariama, Fulica, Cygnus, Plotus und Phalacrocarax an. Die längsten und engsten Becken fand ich bei Struthio und Casuarius unter den Land-, und Podiceps und Colymbus unter den Schwimm-

vögeln. Vergleichen wir die Größe des Acetabularabstandes mit der des gesamten Ilium, so sehen wir, daß bei den meisten spezialisierten Vogelordnungen die Dimensionen der Darmbeine der untersuchten Gattungen in dem Maaße zunehmen, als diejenigen des Acetabularabstandes abnehmen, woraus sich auch die Tatsache, daß die in einer Tabelle (X) sich weit oben befindenden Zahlengruppen in der anderen (VI) weit unten und in umgekehrter Reihenfolge erscheinen, ohne weiteres erklärt. Es sei jedoch an dieser Stelle gleich ausdrücklich betont, daß dies nur im allgemeinen stimmt, und daß sogar ziemlich beträchtliche Abweichungen von den zuletzt konstatierten Beziehungen vorkommen. Berücksichtigt man die ziemlich starke Variabilität der betreffenden Maaße innerhalb einer und derselben Art sowie die geringe Zahl der von mir untersuchten Individuen und Arten, so wird man diesen Abweichungen keine größere Bedeutung beimessen.

Nach Gesagtem erscheint es mir überflüssig, der Tabelle XI eine besondere Erläuterung zu widmen, da alles, was im Anschluß an die Tabelle VI bemerkt wurde, auch auf diese bezug hat. Da wir hier die Länge der Ilia nicht durch die relativ sehr stabile Dorsalwirbeleinheit ausdrücken, sondern den stark und dazu noch in entgegengesetzter Richtung variierenden Acetabularabstand als Einheit benutzen, erhalten wir durch die Tabelle XI auch ein viel empfindlicheres Mittel zur Feststellung des gestaltenden Einflusses der verschiedenen Lebensweisen, als durch jede der Tabellen VI und X für sich genommen.

Die meisten Vögel besitzen einen, wenn auch nicht stark entwickelten **Processus pectinealis.** Nur bei verhältnismäßig wenigen Formen ist er gut ausgebildet und erreicht zuweilen eine ansehnliche Größe, z. B. bei den Ratiten, Galliformes und meisten Coccyges. Speziell Turacus unter den letzteren besitzt einen sehr starken Processus pectinealis (Fig. 7), welcher denjenigen der Ratiten und Galliformes an Größe weit übertrifft. Hinsichtlich der Details sei auf die Tabelle XIII verwiesen.

Dieser Tabelle und dem Werke von Gadow entnehme ich die weiter unten angeführten Angaben über das Vorhandensein oder Fehlen des Processus pectinealis und des Musculus ambiens bei den meisten von mir untersuchten Vögeln. Da der Processus pectinealis funktionell eine Ansatzstelle des Musculus ambiens darstellt, der an seiner Außenfläche oder Spitze mit einer kurzen Sehne entspringt, so könnte man erwarten, daß der Grad der Ausbildung der beiden Gebilde einander entspräche. Inwieweit

diese Vermutung zutrifft, ergibt die Betrachtung folgender Zusammenstellung[1]):

	Processus pectinealis	M. ambiens
Galliformes	+	+
Pteroclidiformes . . .	+ —	+
Columbiformes	+ —	+ —
Ralliformes	+	+
Gruiformes	+ —	+
Podicipediformes . . .	+ —	—
Colymbiformes	+	+
Sphenisciformes . . .	+ —	+
Procellariiformes . . .	+ —	+ —
Lariformes	+ —	+
Alciformes	+ —	—
Charadriiformes . . .	+ —	+
Ardeiformes	—	—
Phoenicopteriformes . .	—	+
Palamedeiformes . . .	+	+
Anseriformes	+	+
Pelecaniformes	+ —	+
Accipitriformes	—	+
Strigiformes	—	—
Psittaciformes	+ —	+ —
Coccyges	+	+
Coraciiformes	+ —	—
Scansores	+ —	—
Piciformes	+ —	—
Passeriformes	+ —	—

Bei flüchtiger Betrachtung wird durch diese Zusammenstellung der Eindruck erweckt, als herrsche zwischen dem Processus pectinealis einerseits und dem Musculus ambiens andererseits ein sehr wechselndes Verhältnis. Bei näherer Betrachtung der Tabelle XII und der einschlägigen Angaben von Gadow jedoch sehen wir ein, daß eine Korrelation hier tatsächlich besteht, und auch in gutem Einklang mit der Lebensweise der betreffenden Vögel steht.

„Der Musculus ambiens fehlt den hüpfenden und kletternden Vögeln, ferner solchen, die wie Cypselus und die Schwalben ihre Füße nur zum Anklammern gebrauchen“ (Gadow). Nun finden wir, daß gerade bei Psittaciformes, Coraciiformes, Scansores, Pici-

1) — bedeutet das Fehlen, + bedeutet das Vorhandensein des betreffenden Gebildes.

formes, Menuriformes und Passeriformes auch der Processus pectinealis meistenteils vollständig fehlt oder gegebenenfalls nur als ein kleines Höckerchen auftritt. Bei den Lauf-, Schreit-, Schwimm- und Raubvögeln ist der Musculus ambiens dagegen vorhanden und oft recht typisch ausgebildet. Bei diesen Vögeln läßt sich auch der Processus pectinealis oft in starker Ausbildung nachweisen. Man vergleiche auf der Tabelle XII die Zahlen für die Ratitae, Tinamiformes, Galliformes, Pteroclidiformes, Columbiformes, Ralliformes, Procellariiformes, Charadriiformes und Anseriformes.

Als Ausnahmen erwähnt GADOW die Storchartigen, „bei denen der Musculus ambiens schon sehr schwach, beinahe nutzlos geworden oder ganz zurückgebildet ist. Dies macht auch sein Nichtvorhandensein bei den Reihern erklärlich, vielleicht noch mehr, weil diese Vögel meistens sehr geschickte Kletterer sind". Von den Tauben hat die Mehrzahl den Muskel bereits verloren, unter den Schwimmvögeln fehlt er den Alciformes und den Podicipediformes. Auch in allen diesen Fällen stimmt das Verhalten des Processus pectinealis mit der Ausbildung des Musculus ambiens gut überein. Bei den Ardeiformes, Columbiformes, Alciformes und Podicipediformes fehlt der Processus pectinealis entweder ganz, oder ist, wenn vorhanden, äußerst schwach. Als eine Ausnahme von der Korrelation sind mir eigentlich nur die Sphenisciformes bekannt, indem sie bei typischem Verhalten des Musculus ambiens keinen, oder nur einen sehr schwachen Processus pectinealis besitzen.

Alles in allem ergibt sich am Schlusse dieser Betrachtung mit ziemlicher Gewißheit, daß der Grad der Ausbildung des Processus pectinealis von dem des Musculus ambiens ambhängt, welcher seinerseits nach der Untersuchung von GADOW in engem Zusammenhang mit der Art und Weise der Fortbewegung der Vögel steht.

Nun möchte ich am Schlusse meine Ansicht über die Ursachen, die die typischen Beckenformen (lange und schmale Becken) bei den besten Läufern (Ratitae) und Schwimmern (Podicipediformes, Colymbiformes, Anseriformes, Alciformes und Sphenisciformes) gestaltet haben, mitteilen. Die Annahme, daß die durch die Fortbewegung auf dem Erdboden verursachte Mehrbelastung des hinteren Extremitätengürtels seine starke Längenausdehnung zum Zwecke stabilerer Befestigung an der Wirbelsäule zur Folge hatte, schien mir schon von vornherein verfehlt, da eine solche Ausdehnung bei typischen bipeden Säugetieren, wie z. B. beim Menschen, Känguruh, Alactaga und Dipus, sich nicht vollzogen

hat. Eine zweite Annahme, nämlich die, daß die „Länge des Vogelbeckens im Vergleich zur Länge des Rumpfes . . . nur der Ausdruck des Bestrebens, für die Muskeln der hinteren Extremitäten und die hohen, an ihre Leistungen gestellten Anforderungen Platz genug zu gewinnen“ (DAMES), sei, hatte schon aus dem Grunde viel mehr für sich, weil, wie bekannt, die Vögel im allgemeinen ein viel regeres Leben als die Säugetiere führen und infolgedessen viel mehr Bewegungen auszuführen haben, um ihre Beute zu fangen und so den täglichen Bedarf an Nahrung zu decken; hierzu aber ist solchen Vögeln, deren vornehmliche Bewegungsart an die Leistungen der hinteren Extremitäten gebunden ist, eine sehr starke, leistungsfähige Muskulatur des Beckengürtels nötig, welche ihrerseits sehr große Knochenflächen als Ansatzstellen voraussetzt. Da ich mich fernerhin überzeugte, daß bei guten Schwimmern die Darmbeine ebenso lang, wie bei den ausgesprochenen Land- und Laufvögeln sind, halte ich die Richtigkeit der zweiten Ansicht für genügend fundiert, weil bei den Wasservögeln eine Stützung des Körpergewichtes in der Hauptsache überhaupt nicht in Frage kommt.

Noch ein anderes Merkmal charakterisiert in auffallender Weise alle schnell laufenden und rasch schwimmenden Vögel, nämlich der Besitz eines kleinen Acetabularabstandes, während derselbe in den weniger spezialisierten Vogelabteilungen gewöhnlich viel größer ist. Fassen wir die lokomotorische Tätigkeit der bipeden Tiere, einerlei welcher Klasse sie auch angehören mögen, wenn sie nur keine Hüpfer sind, näher ins Auge, so können wir nicht umhin, einen gemeinsamen Zug bei allen Arten der Fortbewegung zu konstatieren — beim Gehen, Laufen und Schwimmen werden durch Schritte oder Ruderschläge dem Körper, jederseits abwechselnd. Stöße erteilt, wodurch die geradlinige Fortbewegung zustandekommt. Nun ist es einleuchtend, daß bei dieser abwechelnden Stoßerteilung der Vogel um so weniger mit der Tendenz des eigenen Körpers, sich gleichzeitig nach der dem Stoße entgegengesetzten Seite zu drehen, durch Muskelanstrengung zu kämpfen haben wird, in je größere Nähe zur medianen Körpersagittalebene der Stoß durch das Femur direkt geleitet wird.

Ich glaube also, daß die Längenausdehnung der Darmbeine sowie die Größe des Acetabularabstandes im engen Zusammenhang mit den verschiedenen Anforderungen steht, welche an die lokomotorische Tätigkeit der Hinterextremitäten gestellt werden, wenn ich auch ansdrücklich darauf hinweisen möchte, daß dies

nicht die einzige Erklärung sein kann, da hier, wie überall im Reiche der Organismen, bei den formbildenden Prozessen viele Ursachen oft parallel, oft hingegen in divergierender Richtung, mitspielen; zudem prägt die Vorgeschichte jeder einzelnen Art, ihre Abstammung, den Organen einen starken, schwer auszuwischenden Stempel auf.

Zweiter Teil.

Embryologie des Vogelbeckens.

Einführung.

Der embryologische Teil meiner Arbeit bezweckt in erster Linie eine Revision der bereits bekannten Beobachtungen über die Entstehung und Gestalt der ersten knorpeligen Beckenanlagen bei den Carinaten [1]) im Zusammenhang mit der Frage nach den Homologiebeziehungen der einzelnen Teile des Vogelbeckens, insbesondere des Pubis, zu denjenigen der Reptilien.

Es interessierten mich vor allem folgende Fragen: Wie und von wievielen Zentren aus erfolgt die Verknorpelung der vorknorpeligen Beckenanlage? Welche gegenseitige Lage nehmen die knorpeligen Beckenelemente auf den ersten Entwicklungsstadien ein? Welchem Beckenelemente verdankt der Processus pectinealis seinen Ursprung? Endlich, wann entstehen Trennungslinien zwischen den Beckenelementen, und welchen Verlauf haben diese? Außerdem verfolgte ich beim Huhn an Hand neuerer Untersuchungsmethoden (Durchsichtigmachen von Toto-Präparaten und Rekonstruktion) die spätere Entwicklung des Knorpelbeckens, um so eine kontinuierliche Darstellung der Etappen in der Ausbildung der Beckenform zu geben. Inwieweit mir letzteres gelungen ist, möge der Leser selbst beurteilen.

Im folgenden unterscheide ich auch im knorpeligen Becken nur drei Teile: Ilium, Ischium und Pubis. Erst am Schlusse soll auseinandergesetzt werden, inwiefern dies berechtigt erscheint. Um jedoch etwelchen Mißverständnissen vorzubeugen, sei gleich erwähnt, daß diese Bezeichnungsweise im Sinne der älteren Autoren (Meckel, Cuvier, Owen u. v. a.) gebraucht wird.

---

1) Der Wunsch, auch die Ratiten einer diesbezüglichen Untersuchung zu unterwerfen, scheiterte an der Unmöglichkeit der Beschaffung eines entsprechenden Materials.

Material.

Fast das gesamte Embryonenmaterial erhielt ich auf dem Wege des Ausbrütens in Brutschränken. Ein Bruterfolg mit den von auswärts erhaltenen Wildvogeleiern wurde nur dann erzielt, wenn dieselben noch sehr junge Embryonen enthielten und dabei ihr Transport nicht länger als 24 Stunden gedauert hatte.

Bei der Altersangabe halte ich mich beim Haushuhn an die Zeit der Bebrütung, bei den Wildvögeln dagegen an die Länge der ganzen rechten hinteren Extremität oder (bei älteren Embryonen) an die des rechten Tibiotarsus. Oft habe ich daneben noch den Abstand von der Schnabelspitze zum Scheitel angeführt.

Zur Untersuchung gelangten folgende Arten[1]):

Haushuhn (rebhuhnfarbige Italienerrasse). Alle Entwicklungsstadien vom 4. bis 20. Tage. 40 Exemplare.

Hausente. 2 Stadien. 8 und 10 Tage alt.

Haustaube. Schabelspitzescheitellänge $6\frac{1}{2}$ mm, Länge der hinteren Extremität 4 mm.

Rabenkrähe (Corvus corone). 2 Stadien. Schnabelspitzescheitellänge $7\frac{1}{2}$ mm, Länge der hinteren Extremität 5 mm; Tibiotarsus ca. 4 mm.

Sperling (Passer domesticus). Schnabelspitzescheitellänge $5\frac{3}{4}$ mm, Tibiotarsus $2\frac{3}{4}$ mm. 2 Exemplare.

Brachvogel (Numenius arquatus). Länge der hinteren Extremität $4\frac{1}{2}$ mm.

Haubensteißfuß (Podiceps cristatus). 3 Stadien. Länge der hinteren Extremität $3\frac{1}{4}$ mm; $4\frac{1}{4}$ mm; Schnabelspitzescheitellänge $12\frac{1}{2}$ mm, Tibiotarsus 6 mm.

Lachmöve (Larus ridibundus). 7 Stadien, 15 Exemplare. Länge der hinteren Extremität 3 mm; ca. 4 mm; Schnabelspitzescheitellänge $7\frac{1}{2}$ mm, Länge der hinteren Extremitäten $4\frac{1}{2}$ mm; Schnabelspitzenscheitellänge $9\frac{1}{2}$ mm, Länge der hinteren Extremität $5\frac{1}{4}$ mm; Schnabelspitzescheitellänge $10\frac{1}{2}$ mm, Länge der hinteren Extremitäten $6\frac{1}{2}$ mm; Schnabelspitzescheitel-

---

1) Die Beschaffung des embryologischen Materials bot manchmal große Schwierigkeiten und ohne die rührige Beihilfe des Präparators an der zoologischen Sammlung beider Hochschulen in Zürich Herrn A. NÄGELI, wofür ihm auch hier bestens gedankt sei, wäre ich kaum in der Lage gewesen, mir genügend reichhaltiges Material in relativ kurzer Zeit zu verschaffen.

länge 11 mm, Tibiotarsus $3^1/_2$ mm; Schnabelspitzescheitellänge $13^1/_2$ mm, Tibiotarsus $5^1/_2$ mm.

Technisches.

Über die von mir angewandten Untersuchungsmethoden ist nicht viel zu sagen. Die Embryonen wurden durchweg mit Sublimateisessig (wässerige, kalt gesättigte Sublimatlösung + 3 bis 5 % Eisessig) je nach der Größe des Objektes verschieden lang fixiert, nachher in üblicher Weise im fließenden Wasser, alkoholischer (50 %iger Alkohol) Jodjodkaliumlösung und 70 %igem Alkohol ausgewaschen, in steigenden Alkoholen nachgehärtet und schließlich in reinem Zedernöl aufbewahrt. Zur Färbung benutzte ich entweder nur Boraxkarmin (als Totalfärbung) oder Hämalaun (Total- und Schnittfärbung), oder endlich neben einem dieser Farbstoffe noch Bismarckbraun (spezifische Knorpelfärbung braun) und Bleu de Lyon (Knochenfärbung blau). In den Fällen, in denen es mir besonders darauf ankam, frühzeitige Knorpelanlagen oder überhaupt das erste Auftreten des Knorpelgewebes zu untersuchen, sah ich mich genötigt, die Kernfärbung mit Karmin aufzugeben und Hämalaun zu verwenden, wodurch eine viel schärfere Unterscheidung des mit Bismarckbraun gefärbten Knorpelgewebes von den dasselbe umgebenden, mit letzterem Kernfarbstoff tingierten Gewebsmassen ermöglicht wird.

Was die Schnittführung betrifft, zog ich die rein sagittale Schnittrichtung allen anderen vor, da nur diese gestattet, sich über die Lage der einzelnen Beckenkomponenten sowohl zueinander als auch in bezug auf die Hauptebene des Körpers leicht zu orientieren. Doch wurden einige Embryonen auch in transversaler Richtung geschnitten, um die an den Sagittalserien gewonnenen Bilder nachzuprüfen. Die Dicke der Schnitte betrug meistens 10 μ und erwies sich für die späteren Rekonstruktionen als sehr geeignet.

Modelliert wurde nach der Methode von Born und Peter (1906) mit Wachsplatten. Nur das älteste Hühnerbeckenmodell (25fache Vergrößerung, nicht abgebildet) wurde aus Kartonplatten hergestellt. Wenn der Karton beim Herausschneiden der Zeichnungen auch viel Schwierigkeiten verursacht, so bietet er andererseits viele Vorteile, insofern die Modelle nicht unter dem Einflusse der Wärme leiden, auch viel solider sind. Die Unebenheiten und Rauhigkeiten des Kartonmodells ließen sich nachträglich mit einem

gewöhnlichen Holzbrennapparat durch leichtes Berühren oder auch Reiben mit glühendem Stift mühelos glätten.

Für das Studium älterer Stadien habe ich das Durchsichtigmachen der ganzen Embryonen mit voraufgehender Durchfärbung derselben allen anderen Untersuchungsmethoden vorgezogen und damit sehr gute Resultate erzielt. Während die Methode von Bakay (1902) und die Färbung der Embryonen (alles Sublimatpräparate) mit Toluidinblau nach Lundvall (1904) sich als sehr unsicher und nicht immer für meine Zwecke ausreichend erwies, hat mir die Methylgrünfärbung des Knorpels und Alizarinfärbung des Knochengewebes nach Lundvall (1905) mit nachträglichem Durchsichtigmachen der so behandelten Präparate nach Lundvall gute Dienste geleistet, und ich kann diese Methode nur warm empfehlen. Nach der Methylgrün- und Alizarinfärbung kann man zum Durchsichtigmachen auch das Verfahren von Spalteholz (1911) einschlagen, wobei aber der Vorteil der Verwendbarkeit der Embryonen für mikroskopische Zwecke verloren geht, was bei Anwendung von Benzolschwefelkohlenstoff nicht der Fall ist. Schließlich möchte ich noch erwähnen, daß die Embryonen oft monatelang (bis zu 2 Jahren) in Zedernöl lagen, bevor sie verarbeitet wurden und dabei weder an Schneidbarkeit noch an Färbbarkeit etwas einbüßten. Auch zum Durchsichtigmachen eignen sich solche Zedernölpräparate ganz gut, nur sorge man für eine gründliche Entfernung des Zedernöls, bevor man zur weiteren Behandlung schreitet. Bleibt das Öl, wenn auch nur in minimalen Quanten, im Präparat zurück, so mißlingt die Durchfärbung mit Methylgrün, insofern die Farbe nur für kurze Zeit vom Knorpelgewebe beibehalten wird. Bei gründlicher Entfernung des Öls dagegen können Präparate lange Zeit, ohne etwelche Veränderung zu erfahren, in Benzolschwefelkohlenstoffmischung liegen bleiben.

Bei der Überführung der Embryonen aus dem Zedernöl in den absoluten Alkohol werden sie schon in den ersten Sekunden nach der Einlegung in den Alkohol gewöhnlich so brüchig, daß bei dieser Prozedur ihre Erhaltung nur ausnahmsweise gelingt. Es empfiehlt sich daher die Einschaltung eines Zwischenmediums. Als solches verwende man eine Mischung gleicher Volumina von Zedernöl und absolutem Alkohol und belasse darin die Objekte 15—30 Minuten.

Kapitel I.

Embryonale Entwicklung des Hühnerbeckens.

Von jeher war das Haushuhn das klassische Studienobjekt der Embryologen. Es kann uns daher nicht verwundern, daß auch die Entwicklung des Vogelbeckens zuerst am Hühnchen verfolgt wurde. Bunge (1880) war der erste, der die Entwicklung des Hühnerbeckens untersuchte. Ihm folgten Johnson (1883) und Mehnert (1888), wobei letzterer auch eine größere Anzahl wilder Arten zur Untersuchung heranzog. Da die Arbeit von Johnson nichts wesentlich Neues bringt und zudem viele Angaben enthält, die zu den Mehnertschen, wie auch zu meinen eigenen Untersuchungsergebnissen in stricktem Gegensatze stehen, so erwähne ich in der folgenden Darstellung diese Abhandlung nur flüchtig.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen decken sich im wesentlichen mit denjenigen Bunges und Mehnerts, weswegen ich mich im folgenden mit der Veröffentlichung derjenigen Beobachtungen begnüge, welche entweder die Entwicklungsgeschichte des knorpeligen Vogelbeckens vervollständigen, oder aber eine Streitfrage in der einen oder anderen Hinsicht endgültig zu entscheiden suchen, und gebe daher zunächst die Befunde dieser beiden Forscher wieder.

„In den jüngsten von mir untersuchten Stadien (Hühnchen vom 4. Tage)“, schreibt Bunge, „wo wir noch keinen eigentlichen Knorpel unterscheiden können, wo aber das sich später in Knorpel umwandelnde Gewebe von der Umgebung durch größere Festigkeit und dichterstehende Zellen sich abhebt, bildet der Beckengürtel jeder Seite eine einheitliche Masse, an der wir das Ilium, Ischium und Pubis unterscheiden können: das Erstere ist eine unregelmäßig geformte Platte, deren größte Ausdehnung in der Längsachse des Körpers liegt. Sie erstreckt sich vom Acetabulum aus sowohl proximal- als auch distalwärts, jedoch in letzterer Richtung bedeutend weiter, indem sie allmählich sich verbreiternd, aber zugleich verdünnend, ohne scharfe Grenze ins umgebende Bindegewebe übergeht. An der vor dem Acetabulum gelegenen Partie des Ilium können wir den Teil, der später mit der Wirbelsäule in nähere Beziehung tritt und einen den vorderen Rand des Acetabulum bildenden kurzen Fortsatz unterscheiden; der Erstere bildet gewissermaßen gleichfalls nur einen Fortsatz des zum

größten Teil distal vom Acetabulum liegenden Abschnittes des Ilium; auf Querschnitten zeigt derselbe ein länglich ovales Feld; an den anderen schließt sich das Pubis kontinuierlich an; letzteres sowie das Ischium sind, was die Gestalt anbetrifft, von denen des erwachsenen Individuum nicht wesentlich unterschieden. In ihrer Stellung zum Ilium aber, und somit zur Körperachse, zeigen sie wesentliche Unterschiede; denn sie verlaufen nicht parallel der längsten Ausdehnung des Ilium, sondern stehen senkrecht zu derselben."

„In etwas älteren Embryonen (vom 5. Tage) sind die Verhältnisse, was die Konfiguration der Teile anlangt, ungefähr dieselben; nur ist hier deutlicher Knorpel zu unterscheiden und wir erkennen, daß das Pubis sich knorpelig selbständig anlegt, während Ilium und Ischium eine einheitliche Knorpelmasse bilden." Bei den sechstägigeu Embryonen ist „die Trennung des Pubis vom Ilium und Ischium noch deutlicher und man kann es an der Pfannenbildung teilnehmen sehen". „Während die Beckenteile gut entwickeltes Knorpelgewebe zeigen, befindet sich zwischen dem Pubis und Ischium einerseits und dem Pubis und Ilium andererseits indifferentes junges Bindegewebe. Das Perichondrium der einzelnen Knorpel grenzt sich scharf ab."

„Aus dem weiteren Verlauf der Entwicklung (7 und 8 Tage alte Embryonen) ist hervorzuheben, daß das Pubis mit dem Ilium und Ischium verschmilzt, doch ist die Stelle, an welcher es früher getrennt gewesen, noch einige Zeit sichtbar, so daß wir den Anteil, den es an der Bildung des Acetabulum nimmt, bestimmen können. Gleichzeitig nimmt es mit dem Ischium die distalwärts gerichtete Stellung ein."

Mehnert, welcher die Verhältnisse am Haushuhn nachprüfte, kam der Hauptsache nach zu denselben Resultaten wie Bunge. Ich unterlasse aus diesem Grunde eine Wiederholung seiner Ausführungen, soweit sie sich mit denjenigen Bunges decken und gebe in Auszügen nur das wieder, was die Bungeschen Mitteilungen vervollständigt oder mit ihnen in Widerspruch steht.

„In den frühesten Stadien", schreibt Mehnert, „bei Embryonen des 5. Tages, findet man eine vollständige zusammenhängende Gewebsmasse, welche keinen Knorpel erkennen läßt, aber dieselben Konturen zeigt wie das Os pelvis, wenn es knorpelig angelegt ist. Der Nervus obturatorius ist nicht von den dichten Gewebsmassen umschlossen, wie man dieses bei Podiceps cornutus im betreffenden Stadium vorfindet."

„Betrachten wir einen Sagittalschnitt durch die Region des Os pelvis von einem 6 Tage alten Hühnchen, so finden wir dorsal von dem Durchschnitte des Femurkopfes den Durchschnitt durch das Ilium, das fast in seiner ganzen Längenausdehnung im Schnitte getroffen ist. Wir sehen vom Ilium aus einen, aus sehr jungem Knorpelgewebe bestehenden, ventralwärts zum Pubis gerichteten Fortsatz sich erstrecken, welchen ich Processus ilei acetabularis pubicus nenne. An demselben sehen wir eine proximalwärts gerichtete zapfenförmige Zellwucherung des Perichondrium, welche die erste Anlage des . . . . . präacetabularen Fortsatzes bildet. In diesem Stadium besteht dieser Fortsatz noch aus einem kleinzelligen Gewebslager." „Man sieht deutlich, daß an der Bildung dieses Fortsatzes das vom Ilium vollständig getrennte Pubis sich in keiner Weise beteiligt, der Fortsatz geht vom Processus ilei acetabularis pubicus aus." „Bei Hühnerembryonen, die 7 Tage alt sind, findet man, daß die Spina iliaca an Größe etwas zugenommen hat und noch aus einem indifferenten Gewebe besteht, wie bei Embryonen des vorigen Stadium."

„Bei Hühnerembryonen von 8 Tagen ist in der Basis der Spina iliaca bereits Knorpelgewebe zu finden, das gegen die Spitze des Fortsatzes in interzellularsubstanzärmeren Knorpel übergeht. Es differenziert sich auch bereits das Perichondrium der Spina iliaca. Dieselbe ist etwas lateralwärts gekrümmt." „Das Ilium ist in diesem Stadium vom Pubis durch eine Zone eines indifferenten Gewebes, die sich auf allen hierher gehörigen Schnitten findet, vollständig getrennt. Daher tritt die Zugehörigkeit der Spina iliaca zum Ilium auch in diesem Stadium sehr deutlich hervor. Bei Hühnerembryonen vom 9. Tage besteht die ganze Spina iliaca aus wohlentwickeltem Knorpelgewebe; sie ist auch in diesem Stadium lateralwärts gekrümmt."

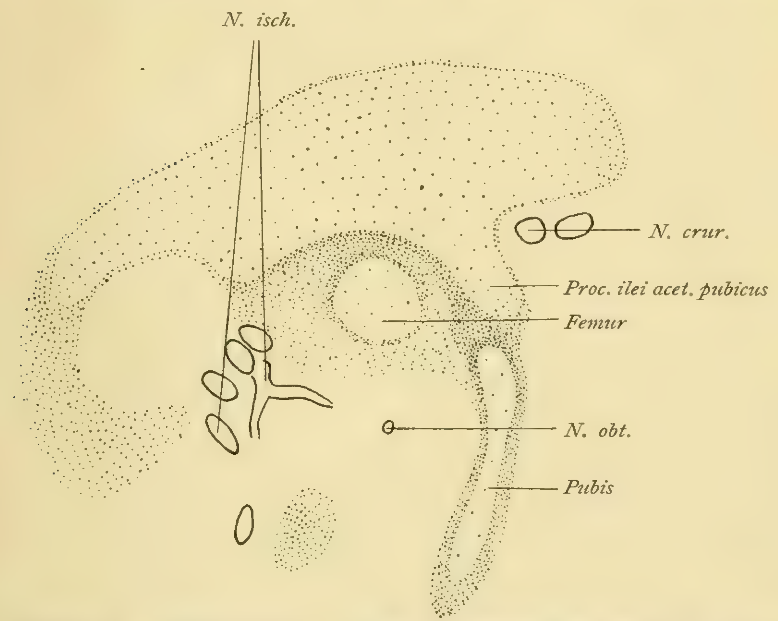
Im Laufe des 9. Tages der Embryogenese sowie auf späteren Stadien konnte Mehnert eine ständige Zunahme der Größe der Spina iliaca feststellen, eine Beobachtung, welche ich bestätigen kann.

a) Mikroskopische Untersuchungen.

Zunächst möchte ich erwähnen, daß in meinen Embryonenserien alle Stufen der Entwicklung im Vergleich zu früheren Angaben mit einer gewissen Verspätung aufgetreten zu sein scheinen.

Meine fünftägigen Embryonen weisen in der Beckenanlage noch keine Spur von Knorpelgewebe auf, bei den sechstägigen

sind die Verhältnisse nur insofern etwas weiter fortgeschritten, als hier in der Mitte der Iliumanlage bereits deutliches, wenn auch noch junges, Knorpelgewebe vorhanden ist. Auf diesen Stadien sowie auf allen späteren habe ich auch nicht annähernd ähnliche Verhältnisse in der Konfiguration des Pubis und der Spina iliaca, wie solche von JOHNSON beschrieben werden, konstatieren können. Niemals fand ich die Spina iliaca auch nur annähernd so stark ausgebildet, wie es JOHNSON gesehen haben will, andererseits machte ich die Beobachtung, daß die Spina bei älteren Embryonen immer größer war als bei jüngeren, auch

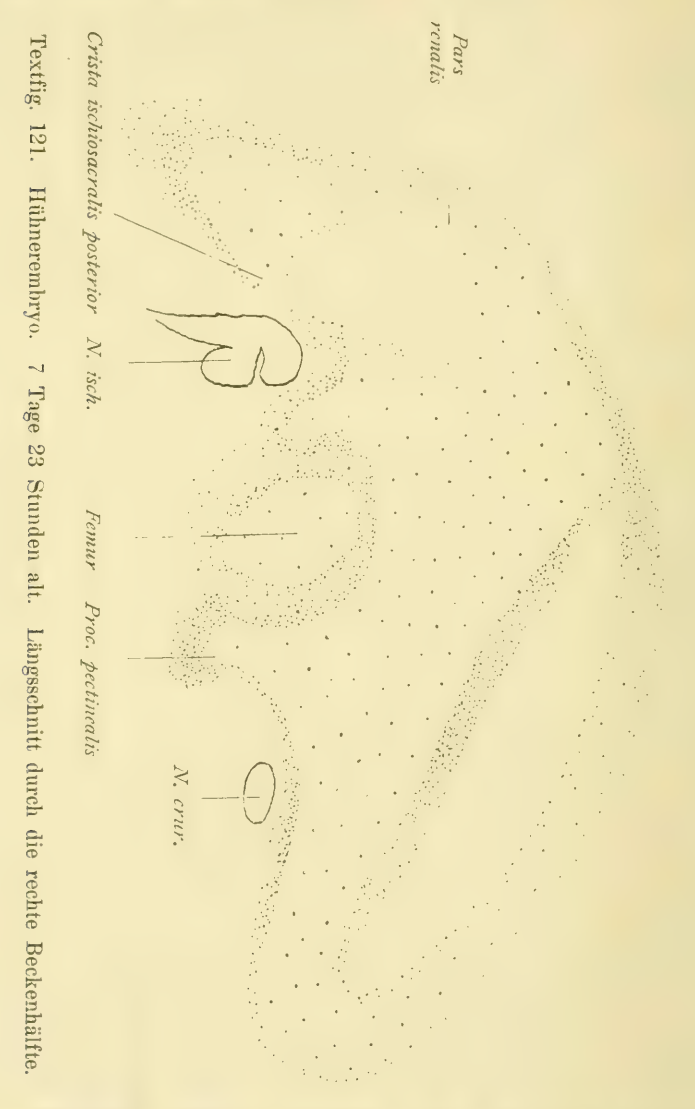


Textfig. 120. Hühnerembryo. 7 Tage alt. Längsschnitt durch die rechte Beckenhälfte.

ließ sich der Ursprung der Spina iliaca vom Processus ilei acetabularis pubicus stets mit Leichtigkeit feststellen.

Auf Fig. 120, die nach einem Sagittalschnitte durch die rechte Hälfte der knorpeligen Beckenanlage eines siebentägigen Hühnerembryos entworfen wurde, sehen wir das Ilium bereits vollständig verknorpelt; das knorpelige Pubis ist völlig selbständig, d. h. mit anderen Beckenelementen nicht verwachsen; der Processus ilei acetabularis pubicus ist ziemlich stark kranialwärts gerichtet, das Perichondrium an seiner vordersten Spitze hat an Breite ansehnlich zugenommen und deutet so die Stelle an, an

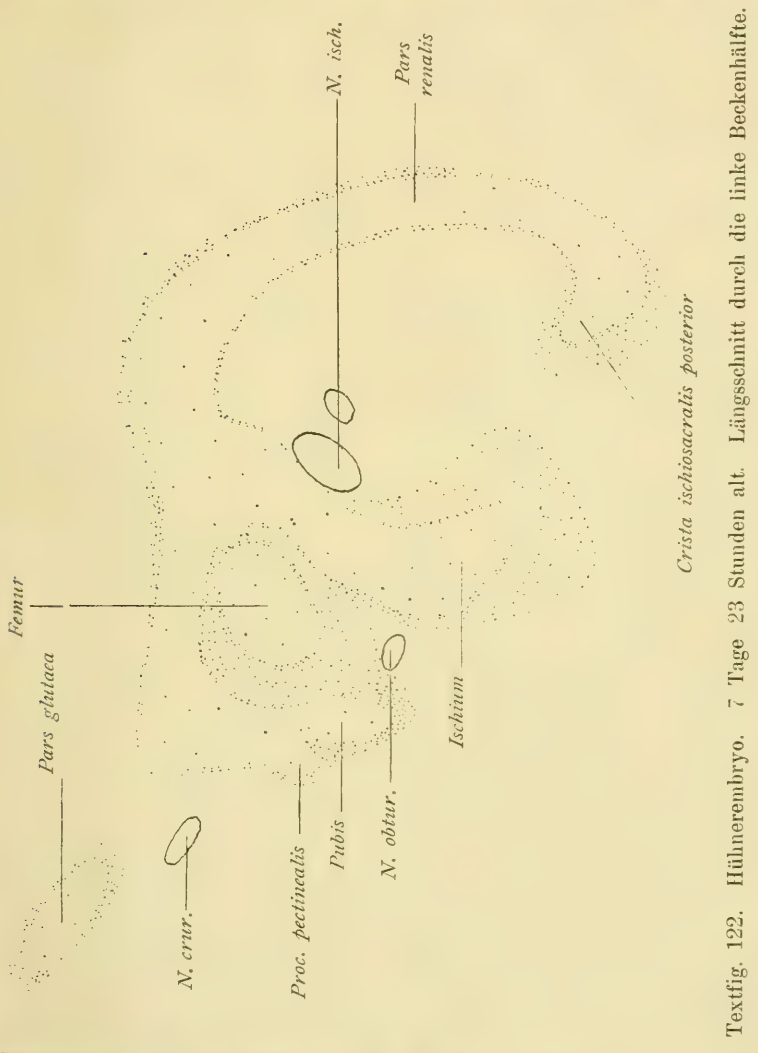
der später der Processus pectinealis angelegt wird. Am jüngsten meiner Modelle ist der Processus pectinealis bereits zu sehen, obwohl dieses Modell ebenfalls die Verhältnisse eines siebentägigen Embryos wiedergibt.



Textfig. 121. Hühnerembryo. 7 Tage 23 Stunden alt. Längsschnitt durch die rechte Beckenhälfte.

Erst beim achttägigen Embryo ist der Processus pectinealis ständig als Knorpel vorhanden, was auch Mehnert feststellte. Meine Abbildungen dieses Stadiums (Fig. 121 u. 122 im Text sowie Fig. 9, Taf. XXVIII) sind den seinigen (Mehnerts) sehr ähnlich (Fig. 11a, Taf. X). Die Figuren zeigen eine in ihrer Länge ge-

troffene wohl entwickelte Spina iliaca. Sie stellt eigentlich einen Teil des Processus ilei acetabularis pubicus dar, welcher auf diesem Stadium von dem mit dem Ilium bereits verwachsenen Pubis durch eine Schicht eines an Interzellularsubstanz ärmeren Knorpels abgegrenzt ist. Diese Trennungsspur, die uns in den



Textfig. 122. Hühnerembryo. 7 Tage 23 Stunden alt. Längsschnitt durch die linke Beckenhälfte.

Stand setzt, die Zugehörigkeit der Spina iliaca zum Ilium, nicht zum Pubis, leicht nachzuweisen, bleibt bis zu sehr späten Embryonalstadien bestehen. So sehen wir sie noch deutlich ausgebildet auf Fig. 10, Taf. XXVIII, welche nach einer Mikrophotographie eines Längsschnittes durch die Acetabularregion eines 12 Tage

9 Stunden alten Embryos angefertigt wurde. Ganz ähnliche Verhältnisse fand ich auch bei vierzehntägigen Embryonen, bei denen die Spina iliaca noch ansehnlicher ist.

Die Angabe Bunges, derzufolge bei fünf- bis achttägigen Embryonen das postacetabulare Ilium viel länger sein soll als das präacetabulare, erkläre ich mir durch irrtümliche Schnittserieninterpretation. Auf Einzelschnitten täuscht das Bild infolge der verschiedenen Ausdehnung der einzelnen Beckenteile in mediolateraler Richtung in der Tat eine Längendifferenz zwischen post- und präacetabularen Ilium vor; reiht man jedoch die Schnitte in Gedanken aneinander, so gelangt man zu der Überzeugung, daß der prä- und postacetabulare Darmbeinabschnitt gleich groß angelegt werden und annähernd gleich schnell in die Länge wachsen, was übrigens auch die entsprechenden Modelle bestätigen.

Auf sehr frühen Stadien (bis zum 7. Tage) ist das Perichondrium der kaudalen Teile des Ischium und Ilium gegen das eigentliche Knorpelgewebe noch nicht scharf abgegrenzt.

Die proximalen Partien der knorpeligen Beckenelemente verwachsen untereinander zuerst mit ihren medial gelegenen Teilen. Auf älteren Stadien, auf denen der Verwachsungsprozeß weiter fortgeschritten ist, ist auf der medialen Seite des Acetabulum manchmal die Verwachsung so innig, daß keine Trennungsspuren zwischen den einzelnen Elementen mehr vorhanden sind, während auf den mehr lateral gelegenen Schnitten derselben Region solche noch deutlich erkennbar sein können.

Auf die Befunde Mehnerts sowie auf eigene Untersuchungen mich stützend, habe ich im folgenden eine Tabelle zusammengestellt, welche ohne weiteres ermöglicht, die Variation im Grade der Selbständigkeit der drei Beckenelemente auf den ersten knorpeligen Entwicklungsstadien (bei sechs- bis neuntägigen Embryonen) zu verfolgen. „Getrennt“ nenne ich mit Mehnert solche Knorpel, zwischen denen sich noch eine Schicht indifferenten Gewebes befindet; unter „Trennungsspur“ ist die zwischen zwei Knorpeln sich befindende Schicht an Interzellularsubstanz armen Knorpelgewebes zu verstehen; „zusammenhängend“ bedeutet, daß beide Knorpel durch eine schmale Zone von Knorpelgewebe untereinander verbunden sind; als „medial zusammenhängend“ werden schließlich solche Knorpel bezeichnet, bei welchen sich in den am meisten medial gelegenen Partien eine Trennung nicht mehr nachweisen läßt. Durch römische Zahlen sind die von Mehnert, durch arabische die von mir untersuchten Embryonen bezeichnet.

Bezeichnung der Objekte	Pubis und Ilium	Pubis und Ischium	Ilium und Ischium
Sechstägiger Embryo			
VI	getrennt	getrennt	zusammenhängend
V	Trennungsspur	"	"
IV	"	med. zusammenhängend	"
I	zusammenhängend	med. zusammenhängend	"
III	"	getrennt	"
1	Vorknorpel	Vorknorpel	Vorknorpel
Sechs Tage sechs St.			
1	med. zusammenhängend	getrennt	med. zusammenhängend
Sechs Tage fünfzehn St.			
1	Trennungsspur	Trennungsspur	Trennungsspur
Sieben Tage			
II	getrennt	getrennt	zusammenhängend
VI	"	"	"
VIII	Trennungsspur	Trennungsspur	"
XI	"	"	"
XII	"	"	"
XIII	"	"	"
XIV	"	"	"
XV	"	"	"
V	zusammenhängend	"	"
III	"	getrennt	"
IV	"	"	"
VII	"	"	"
IX	"	"	"
X	"	Trennungsspur	"
I	"	med. zusammenhängend	"
1, links	getrennt	med. zusammenhängend	"
1, rechts	med. zusammenhängend	med. zusammenhängend	"
2	—	getrennt	Trennungsspur
3, rechts	zusammenhängend	Trennungsspur	zusammenhängend
3, links	"	zusammenhängend	"
4, rechts	Trennungsspur	Trennungsspur	"
4, links	"	"	"
Sieben Tage acht St.			
1	"	"	"
Sieben Tage zehn St.			
1, rechts	"	"	"
1, links	"	med. zusammenhängend	"
2, rechts	"	Trennungsspur	"
2, links	med. zusammenhängend	"	"

Bezeichnung der Objekte	Pubis und Ilium	Pubis und Ischium	Ilium und Ischium
Sieben Tage fünfzehn St.			
1	Trennungsspur	Trennungsspur	zusammenhängend
Acht Tage			
II	getrennt	getrennt	Trennungsspur
I	Trennungsspur	Trennungsspur	zusammenhängend
III	"	"	"
IV	"	"	"
1, rechts	"	"	"
1, links	"	"	"
2, rechts	"	med. zusammenhängend	"
2, links	med. zusammenhängend	med. zusammenhängend	"
3	Trennungsspur	med. zusammenhängend	"
Acht Tage fünfzehn St.			
1, rechts	"	med. zusammenhängend	—
1, links	med. zusammenhängend	Trennungsspur	zusammenhängend
Neun Tage			
I	Trennungsspur	zusammenhängend	"
II	"	"	"
1, rechts	"	med. zusammenhängend	"
1, links	"	med. zusammenhängend	"

Unter den 49 von Mehnert und von mir untersuchten Fällen wurden in 46 Fällen Ischium und Ilium als vollständig miteinander verwachsen gefunden. Nur in drei Fällen (6 Tage 15 Stunden, 7 Tage und 8 Tage alte Embryonen) konnte zwischen Ischium und Ilium eine deutliche Trennungsspur nachgewiesen werden. Das Pubis wurde in fünf Fällen als völlig selbständiger Knorpel beobachtet; es betrifft dies einen sechstägigen, drei siebentägige und einen achttägigen Embryo. Fälle, in denen zwischen Pubis und Ilium eine Trennungsspur noch vorhanden war, waren sehr zahlreich, noch zahlreicher aber solche mit einer Trennungsspur zwischen Pubis und Ischium.

b) Makroskopische Untersuchungen (Modelle und durchsichtige Präparate).

7 Tage alter Embryo.

Ilium 2,3 mm, Pubis 1,2 mm, Ischium 1,1 mm lang. Modell I. Vergr. 50mal. (Fig. 2. u. 8, Taf. XXV u. XXVII.)

Knorpelstadium. Ilium, Ischium und Pubis sind sehr dick und untereinander bereits verwachsen. Zwischen Pubis und Ischium besteht eine sehr breite, unten offene Incisur. Der Unterrand des postacetabularen Ilium und der Oberrand des Ischium umgrenzen eine breite Incisur. Der von den Längsachsen des Pubis und Ischium einerseits und derjenigen des Ilium andererseits eingeschlossene Winkel beträgt 45°.

Das Ilium zeigt manche Eigentümlichkeiten, die auf späteren Stadien nicht mehr zu finden sind. Das präacetabulare Ilium ist von außen betrachtet nach außen zu konvex, von der medialen Seite gesehen konkav, verhält sich also in dieser Hinsicht umgekehrt, wie der ausgewachsene Knochen. Nur die vorderste Partie des präacetabularen Ilium, von der aus das weitere Wachstum der Pars glutaea erfolgt, zeigt, von außen betrachtet, eine Konkavität. Man kann daher die ganze Partie des präacetabularen Ilium, welche nach außen konvex erscheint, nur mit jenem Teile der älteren Beckenanlagen und des adulten Beckens vergleichen, welcher unmittelbar vor dem Acetabulum liegt und eine der oben beschriebenen Bildung ähnliche Gestalt besitzt Der Margo inferior zieht von vorn unten nach hinten oben und geht in den Vorderrand des Processus ilei acetabularis pubicus, welcher hier sehr stark entwickelt ist, über. Diese beiden Ränder bilden miteinander einen annähernd rechten Winkel; die hier entstandene Konkavität ist sehr tief. Der Vorderrand des Ilium ist schräg von vorn oben nach hinten unten abgestumpft, so daß die Stelle der Vereinigung des Vorderrandes mit der Linea iliodorsalis die vorderste Spitze des ganzen Ilium darstellt. Von hier aus zieht die Linea iliodorsalis in einer gleichmäßigen Kurve kaudalwärts, bis sie vermittels einer Biegung in den Margo internus der Pars renalis übergeht.

Auf diesem Stadium ist der Processus pectinealis bereits angelegt und stellt einen Auswuchs des Processus ilei acetabularis pubicus dar, dem er seitlich entspringt. Was seine Größenzunahme im Laufe der embryonalen Entwicklung anbetrifft, so

möchte ich in dieser Hinsicht dem bloßen Vergleich meiner Modelle kein allzugroßes Gewicht beilegen, da ich nicht sicher bin, ob diese Stellen der Modelle den wahren Verhältnissen der Embryonen genau entsprechen; es war nämlich nicht immer leicht auf den Projektionsbildern die Grenze zwischen dem Knorpel und Vorknorpel genau zu bestimmen, was eine gewisse Willkür beim Zeichnen und Modellieren dieser Stellen zur Folge hatte. Dessenungeachtet konnte ich mit Sicherheit nachweisen, daß weder an einem Modell noch auf einem Schnitte ähnliche Zustände vorhanden sind, wie sie A. Johnson für das Huhn als normal beschreibt, indem sie den Processus pectinealis auf frühen ontogenetischen Stadien als beinahe ebensogroß wie das ganze Pubis schildert.

Die Pars renalis des siebentägigen Beckens ist nach außen zu, lateral betrachtet, konvex, hat eine gewölbte Form und läuft gegen das Ende spitz aus. Sie ist noch ziemlich klein im Vergleich mit der Pars glutaea. Der freie, mit dem Ischiumrande nicht verwachsene Margo externus der Pars renalis ist konkav, während der Margo internus konvex ist. Die Innenfläche der Pars renalis ist noch ganz eben, ohne irgendwelche Andeutung einer Crista ischiosacralis und eines Recessus iliacus posterior. Von oben gesehen bildet die Linea ilio-dorsalis mit dem Margo internus einen sehr stumpfen Winkel an derjenigen Stelle, an welcher beim erwachsenen Huhn ein spitzerer (beinahe rechter) Winkel von diesen beiden Linien eingeschlossen wird, wodurch die vorderste Grenze der Area dorsalis der Pars renalis markiert wird. Von vorne betrachtet, fällt besonders die Dicke des Processus ilei acetabularis pubicus auf.

Das etwas nach hinten und abwärts gerichtete Pubis hat die Form eines unregelmäßig runden Stabes, ist sehr dick, und folgt in seiner latero-medialen Krümmung der Rundung der Körperwand und erscheint so sichelartig gebogen.

Eigentümlich gestaltet erscheint das Ischium. Es ist enorm dick, durch die Krümmung seiner beiden Flächen sowie durch seine Umrisse überhaupt, ähnelt es in hohem Maße einem Schraubenflügel. Es ist bei diesem Modell ziemlich stark abwärts gerichtet. Sein Oberrand, der auf diesem Stadium noch als kaudaler Rand bezeichnet werden kann, ist im Vergleich mit dem unteren, kranialen Rande sehr stark kaudalwärts ausgezogen, so daß es hier die obere Partie des verbreiterten Ischiumteiles ist, welche seine hinterste Spitze darstellt, während es beim er-

wachsenen Becken gerade umgekehrt die untere Partie ist. Der Ischiumhals ist im Vergleich mit den anderen Partien sehr breit. An der Stelle, an der das Ischium mit dem Ilium und Pubis verwächst, ist er viel flacher als gegen die Mitte zu.

Während die acetabularen Teile der drei untereinander verwachsenen Beckenknorpel sowie die Ilium- und Ischiumkörper so ziemlich in gleicher Ebene liegen, biegt sich das Pubis im weiteren Verlaufe stark nach außen. Hierdurch wird auch die Tatsache verständlich, daß auf streng sagittalen Schitten alle drei Elemente nebst dem Processus pectinealis nie ihrer ganzen Länge nach gleichzeitig getroffen werden.

Die ganze knorpelige Beckenanlage des siebentägigen Hühnerembryos erweckt einen massiven Eindruck und erinnert so eher an Becken sauropoder Dinosaurier als an solche grazil gebauter rezenter Vögel.

7 Tage 8 Stunden alter Embryo.

Ilium 2,9 mm, Pubis 1,5 mm, Ischium 1,3 mm lang. Modell II. Vergrößerung 50 mal. (Fig. 3 u. 4, Taf. XXV.)

Knorpelstadium. Die ganze Beckenanlage macht einen grazileren Eindruck als beim Modell I, obwohl sie von der Schlankheit des adulten Beckens noch weit entfernt ist. Das Ischium liegt hier dem Ilium bereits viel näher. Es ist die hintere Partie des Oberrandes des Ischium, die sich dem Ilium am weitesten nähert. Die hintere Grenze des künftigen Foramen ischiadicum ist durch diese enge Stelle der Inzisur bereits deutlich markiert. Der Abstand zwischen Pubis und Ischium hat sich ebenfalls etwas verkleinert, mit anderen Worten die betreffende Incisur ist enger geworden. Die Winkelgröße zwischen Pubis und Ischium einer- und Ilium andererseits hat ebenfalls abgenommen, indem sie hier bloß 35° beträgt.

Die Biegung der Außen- und Innenfläche des präacetabularen Ilium erinnert hier mehr an die des adulten Beckens. Die Konkavität der Außenfläche beginnt jedoch noch in ziemlicher Entfernung vom Acetabulum, da die Umgebung der Gelenkpfanne nach außen zu noch ziemlich stark konvex ist und so an die Zustände erinnert, denen wir beim Modell I begegneten. Die allgemeinen Umrisse des präacetabularen Ilium und des zu ihm gehörenden Processus ilei acetabularis pubicus gleichen in hohem Maße denen des ersten Modells. Nur ist hier das präacetabulare Ilium von etwas gestreckterer Form. Der Übergang der Linea

ilio-dorsalis in den Margo internus geschieht, von oben sowie von der Seite gesehen, unter Bildung einer starken Biegung, welche jedoch an Stärke hinter jener des adulten Beckens noch zurücksteht. Die Pars renalis hat sich, abgesehen von der Größenzunahme, nicht stark verändert. Jedoch kann man hier bereits eine Leiste sehen, die der Linea ilio-lateralis der Pars renalis der späteren Stadien entspricht und hier ihre erste Andeutung darstellt. Das Hinterende der Pars renalis ist abgerundet. Der Unterrand der hinteren Partie des postacetebularen Ilium weist einen Saum auf, der in medialer Richtung umgebogen ist und so die erste Anlage der Crista ischiosacralis darstellt.

Das Pubis ist bereits etwas schlanker geworden, hat seine starke latero-mediale Krümmung verloren und einen beinahe geradlinigen Verlauf eingeschlagen. Sein distales Ende biegt sich merklich medial- und aufwärts; es überragt das Ischiumende noch nicht.

Besonders auffallend ist die starke Formveränderung, die das Ischium in diesen 8 Stunden erfahren hat. Es besitzt nicht mehr das Aussehen eines Schraubenflüges, sondern zeigt eine unregelmäßige Form (vgl. hierzu Fig. 3 u. 4, Taf. XXV). Auch seine Lage hat sich verändert, insofern seine Sagittalebene nunmehr der Sagittalebene des Körpers beinahe parallel läuft. Sein Hinterrand ist vertikal abgestumpft und läßt eine Bezeichnung seiner beiden Winkel als vorderen bzw. hinteren daher nicht mehr zu. Es ist merklich dünner geworden.

Ilium, Pubis und Ischium liegen jetzt annähernd in gleicher Ebene.

8 Tage alter Embryo.

Ilium 3,8 mm, Pubis 2,2 mm, Ischium 1,9 mm lang. Modell III. Vergrößerung 50mal. (Fig. 5 u. 6, Taf. XXVI.)

Knorpelstadium. Die Hinterenden des Ilium und Ischium liegen sehr nahe beieinander, ohne sich jedoch direkt zu berühren. Das Pubis hat sich dem Unterrande des Ischium noch etwas genähert, so daß eine schmale Incisura ischiopubica entstanden ist. Der vom Pubis und Ischium einerseits, von der Längsachse des ganzen Ilium andererseits gebildete Winkel beträgt 30°.

Das Becken des achttägigen Embryos ist bereits in vielen Hinsichten dem adulten Becken ähnlich. Die Außen- und Innenfläche der Pars glutaea haben eine ähnliche, wenn auch noch nicht so stark ausgeprägte Biegung wie am adulten Becken. Der

Hauptunterschied besteht hier in der Lage der breitesten Stelle. Während diese beim adulten Becken um zwei Drittel der Gesamtlänge des präacetabularen Ilium, vom Acetabulum aus gemessen, entfernt ist, liegt sie hier unmittelbar vor dem Acetabulum, wie übrigens auch beim Modell I und II. Der Antitrochanter ist angelegt. Die Linea ilio-lateralis ist deutlich geworden. Das ganze postacetabulare Becken ist stark gestreckt, hat eine der adulten sehr ähnliche Gestalt, läßt jedoch am kaudalen Ende eine Spina iliaca noch vermissen. Es ist bereits eine deutliche Crista ischiosacralis und ein kleiner Recessus iliacus posterior zu sehen.

Das Pubis ist rund, stabförmig und verläuft geradlinig. Sein Hinterende krümmt sich stark auf- und leicht medialwärts.

Das Ischium hat seine adulte Form beinahe erreicht. Seine distale Spitze wird nunmehr von dem unteren Winkel der hinteren Partie gebildet. Von der Leiste, die auf der Innenfläche des adulten Ischium longitudinal verläuft, ist bereits eine Andeutung in Gestalt einer entsprechenden Verdickung vorhanden.

9 Tage alter Embryo.

Ilium 6 mm, Pubis 4,1 mm, Ischium 3 mm lang. Im Iliumbereiche liegen 15—16 Wirbel. Modell IV. Vergrößerung 25 mal. Nicht abgebildet.

Knorpelstadium. Das präacetabulare Ilium ist an seiner breitesten Stelle etwa $1^1/_2$ mal so breit wie das postacetabulare. Die Area dorsalis der Pars renalis zeigt noch eine ziemlich starke seitliche Neigung, während sie beim erwachsenen Becken bekanntlich horizontal liegt. Die Pars renalis ermangelt noch eines Processus acetabularis und Processus ilio-lateralis.

Verglichen mit dem achttägigen Embryo lassen sich folgende Fortschritte konstatieren. Die breiteste Stelle des präacetabularen Ilium liegt jetzt vorn, wie beim adulten Becken; die Spina iliaca ist deutlich ausgebildet; das Hinterende des Ilium und Ischium sind miteinander bis auf eine seichte Furche verwachsen, so daß das Foramen ischiadicum nunmehr allseitig umgrenzt ist.

Die Incisura ischiopubica ist in ihrem ganzen Verlaufe noch offen, daß Foramen obturatorium als solches noch nicht vorhanden; bekanntlich bleibt dieser Zustand auch beim ausgeschlüpften Jungen noch eine Zeitlang bestehen. Der Processus pectinealis ist noch verhältnismäßig klein.

Die Beschreibung der weiteren Entwicklungsstadien bezieht sich auf die Ergebnisse, die an den durchsichtig gemachten Präparaten gewonnen wurden.

10 Tage alter Embryo.

Ilium 7,5 mm lang. Im Iliumbereiche 16—17 Wirbel.

Knorpelstadium. Die Form des präacetabularen Ilium nähert sich derjenigen des adulten Ilium. Sein Vorderende ist jedoch noch ziemlich spitz, fast wie beim neuntägigen Embryo. Die Längenkrümmung der Pars glutaea ist im allgemeinen derjenigen des erwachsenen Ilium sehr ähnlich, jedoch noch nicht so stark ausgeprägt. Eine Area lateralis und Area dorsalis lassen sich deutlich unterscheiden, wobei letztere bereits ihre adulte Form erreicht hat. Sie fällt noch sehr steil lateralwärts ab. Der Margo internus erinnert in seinem Verlauf an das adulte Becken; doch konvergieren die beiden Margines nach hinten zu noch nicht so stark wie beim erwachsenen Huhn, auch ist der vom Margo internus und der Linea ilio-dorsalis gebildete Winkel noch ziemlich stumpf. Die Linea ilio-lateralis ist gut ausgebildet. Die Spina ilio-caudalis ist gut entwickelt, wenn auch noch nicht so spitz wie beim Erwachsenen. Von oben betrachtet divergieren beide Spinae, indem ihre medialen Ränder der Richtung der Margines internes der Partes renales folgen.

Anhangsweise sei für dieses Stadium erwähnt, daß die mikroskopische Beobachtung der Verwachsungslinie der Pars renalis mit dem Hinterende des Ischium an einigen Stellen eine Trennungsspur nicht mehr erkennen läßt.

11 Tage alter Embryo.

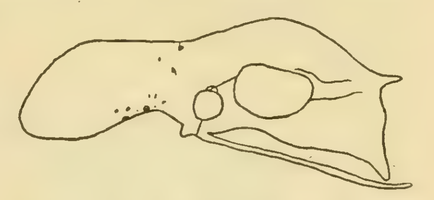
Das präacetabulare Ilium hat seine adulte Form erreicht. Längenkrümmung der Pars glutaea ist weit fortgeschritten, Breitenkrümmung noch sehr schwach. Area dorsalis und Area lateralis wie beim Erwachsenen. Letztere ist auch hier noch stärker lateral geneigt als am adulten Becken. Die Spina ilio-caudalis hat ihre definitive (relativ gesprochen) Größe und Form erreicht, hingegen bleibt ihr lateralwärts gerichteter Verlauf noch bestehen.

12 Tage alter Embryo.

Ilium 10 mm lang. Im Iliumbereiche 18—19 Wirbel. Vgl. Fig. 123.

Die Crista transversa ist deutlich ausgebildet. Die Längenkrümmung des präacetabularen Ilium, wie beim Erwachsenen, die

Breitenkrümmung dagegen noch schwach und nur an der Stelle der größten Breite deutlich ausgeprägt. Der mediale (dorsale) Iliumrand verläuft wie beim Erwachsenen. Die Spinae iliocaudales laufen einander parallel. Der Verknöcherungsprozeß hat bereits begonnen. Die ersten Ossifikationsinseln treten in der Nähe der Linea ilio-dorsalis etwas vor und oberhalb der Gelenkpfanne, ferner am Unterrande des präacetabularen Ilium in unmittelbarer Nähe des Processus ilei acetabularis pubicus auf.



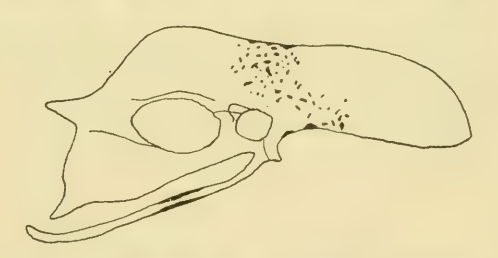
Textfig. 123. Gallus domesticus. Rebhuhnfarbige Italienerrasse. 12 Tage alter Embryo. Linke Beckenhälfte lateral gesehen. Das Knochengewebe ist schwarz markiert.

Die mikroskopische Beobachtung erlaubte den Beginn der Ossifikation bereits bei einem 11 Tage 7 Stunden alten Embryo zu konstatieren.

13 Tage alter Embryo.

Ilium 11 mm lang. Im Iliumbereiche $19^1/_2$ Wirbel. Vgl. Fig. 124.

Die Strecke des Pubis, die unterhalb des Foramen ischiadicum liegt, ist bereits verknöchert. Der Knorpel ist an dieser Stelle ringsum dem Knochen gewichen, während das Pubisinnere noch aus Knorpelgewebe besteht; daher kommt es, daß auf durchsichtigen Methylgrünpräparaten diese Partie des Pubis verjüngt erscheint und zu beiden Seiten helle (knöcherne) Streifen erkennen läßt. An der Stelle des größten Abstandes der beiden Ilia voneinander ist bereits eine Strecke des Margo internus und der Crista iliaca transversa verknöchert, wobei die Knochensubstanz in Form von Zacken und kleinen Golfen in das Knorpelgewebe eindringt. Weiter acetabularwärts sind viele knöcherne Inseln zerstreut, die sich bis zur mittleren Partie der Crista transversa erstrecken.



Textfig. 124. Gallus domesticus. Rebhuhnfarbige Italienerrasse. 13 Tage alter Embryo. Rechte Beckenhälfte lateral gesehen. Das Knochengewebe ist schwarz markiert.

13 Tage 9 Stunden alter Embryo.

Beginn einer ersten Andeutung des Processus ilio-lateralis. Im übrigen wesentlich gleiche Verhältnisse wie beim 13tägigen Embryo.

15 Tage alter Embryo.

Iliumlänge 14 mm. Vgl. Fig. 125.

Das präacetabulare Ilium ist nur wenig breiter als das postacetabulare. Die Crista transversa wie am adulten Becken entwickelt, desgleichen die Lage des präacetabularen Ilium. Die hinterste Partie der Pars glutaea zeigt noch keine Breitenkrümmung. Der Processus ilio-lateralis ist deutlich, jedoch noch klein. Die Spitzen der Spinae ilio-caudales biegen sich medialwärts einander zu.



Textfig. 125. Gallus domesticus. Rebhuhnfbarbige Italienerrasse. 15 Tage alter Embryo. Linke Beckenhälfte lateral gesehen. Das Knochengewebe ist schwarz markiert.

Der Verknöcherungsprozeß ist weit fortgeschritten. Die größere Partie der Pars glutaea, der vorderste Teil der Pars renalis, der Ischiumhals, die weiter kaudalwärts, unter dem Foramen ischiadicum, gelegene Partie des Ischium, ein Stück der Ischium-Iliumverwachsungslinie, ferner der größte Teil des Pubis, sind bereits verknöchert. In der knöchernen Ischiumpartie finden sich kleine Strecken von noch nicht verschwundenem Knorpelgewebe.

16 Tage alter Embryo.

Die Neigung und Wölbung der Area lateralis der Pars renalis ist wie am adulten Becken.

19 Tage alter Embryo.

Der Antitrochanter noch ziemlich stark nach unten und medialwärts geneigt, folgt, mit anderen Worten, noch der Richtung des Pfannenrandes.

Fig. 126 informiert über den Zustand des Verknöcherungsprozesses beim 18tägigen Embryo, dessen Iliumlänge $20\frac{1}{2}$ mm beträgt.

21 Tage alter Embryo.

Der Processus ilio-lateralis hat eine ansehnliche, wenn auch noch nicht seine definitive (relativ gesprochen) Größe. Der Re-



Textfig. 126. Gallus domesticus. Rebhuhnfarbige Italienerrasse. 18 Tage alter Embryo. Rechte Beckenhälfte lateral gesehen. Das Knochengewebe ist schwarz markiert.

cessus iliacus posterior ist noch nicht so tief, wie beim Erwachsenen Die Lage des Antitrochanter nähert sich derjenigen am adulten Becken.

An Hand der mitgeteilten makroskopischen Befunde gebe ich im folgenden eine kleine Zusammenstellung, die dem Leser eine schnelle Orientierung über die wichtigsten Phasen in der Entwicklung des knorpeligen Hühnerbeckens gestattet.

	Erstes Auftreten	Definitives Verhalten
Ischium	—	9. Tag
Pubis	—	10. „
Linea ilio-lateralis	7 T. 8 St.	10. „
Form der Area dorsalis	—	10. „
„ „ „ lateralis	—	11. „
Umrisse des präacetabularen Ilium	—	11. „
Längenkrümmung des präacetabularen Ilium	—	12. „
Crista transversa	7. Tag	15. „
Breitenkrümmung des präacetabularen Ilium	—	16. „
Neigung der Area dorsalis	—	16. „
Spina iliocaudalis	9. Tag	16. „
Recessus iliacus posterior	7 T. 8 St.	postembryonal
Processus ilio-lateralis	13 T. 9 St.	„

Kapitel II.

Embryonale Entwicklung des Beckens anderer Vögel.

Bevor ich mich der Darlegung meiner eigenen Befunde zuwende, sei zunächst ein kurzer Überblick über die zurzeit bekannten Untersuchungen über die embryonale Entwicklung des Vogelbeckens, exklusive Becken des Hühnchens, gegeben. Die Autoren sind in chronologischer Reihenfolge aufgeführt.

Bunge, A. (1880). „Die Verhältnisse am Beckengürtel der Ente, die in den Hauptpunkten mit denen des Hühnchens übereinstimmen, zeigen eine eigentümliche Abweichung, die eine besondere Berücksichtigung derselben nötig macht. Es zeigt sich nämlich, daß nicht nur das Pubis, sondern auch das Ischium eine vom Ilium getrennte knorpelige Anlage hat. An mehreren Stadien von Entenembryonen konnte diese Trennung des Ilium vom Ischium nachgewiesen werden und eine Verbindung trat erst gleichzeitig mit der des Pubis mit dem Ilium ein."

„Die bei der Untersuchung des Sperlings gewonnenen Resultate decken sich mit denen beim Hühnchen besprochenen".

Baur, G. (1885), fand an halbausgewachsenen Hühnern, Wachteln und Enten, daß der Processus pectinealis durch eine Naht vom Pubis getrennt ist, vom Ilium aus ossifiziert und somit nichts anderes als einen Fortsatz desselben darstellt. „Sabatier [1]) hat das Becken eines jungen Kasuar (Casuarius galeatus) abgebildet. Hier geht die Trennungslinie zwischen Pubis und Ilium mitten durch den ‚pectineal process'; die obere Hälfte des Fortsatzes gehört dem Ilium, die untere dem Pubis an."

Mehnert, E. (1888). Mit den Beobachtungen dieser in der uns interessierenden Frage gründlichsten Arbeit zeigen die von mir festgestellten Tatsachen so weitgehende Übereinstimmungen, daß ich von einer Wiedergabe der Mehnertschen Befunde an dieser Stelle Abstand nehme, um so mehr als ich im Verlaufe der Darstellung meiner eigenen Ergebnisse immer wieder auf dieselbe werde zurückgreifen müssen.

Parker, T. J. (1892). Hauptsächlich makroskopische Untersuchung der Embryonalstadien des Beckens von Apteryx. Das

---

1) Sabatier, A., Comparaison des ceintures et des membres antérieures et postérieures dans la série des vertébrés. Montpellier 1880. Mém. de l'Acad. des Sc. et Lettr. (Sect. des Sciences 1880, T. IX). Pl. VI, Fig. 1.

jüngste der untersuchten Becken, Fig. 127, ist bereits ziemlich weit in der Entwicklung vorgeschritten und bildet ein einheitliches Knorpelstück. Das präacetabulare Ilium ist kurz und nach vorn zugespitzt, das postacetabulare länger und stark ventralwärts gebogen, der Antitrochanter gut entwickelt, das Pubis dünn und beinahe gerade, das Ischium breit und am distalen Ende etwas verbreitert. „The pectineal process is slightly below the level of the acetabulum, springing obviously from the pubis and not from the ilium“ . . . . Der Processus pectinealis ist sehr groß, breit, stumpf, und ist nach vorn gerichtet. Pubis und Ischium bilden mit der Längsachse des Ilium einen sehr stumpfen Winkel und sind voneinander durch eine Schicht indifferenten Gewebes getrennt.



Textfig. 127. Apteryx. Embryonales Becken in Seitenansicht (aus PARKER).

Textfig. 128. Apteryx. Embryonales Becken in Seitenansicht (aus PARKER).

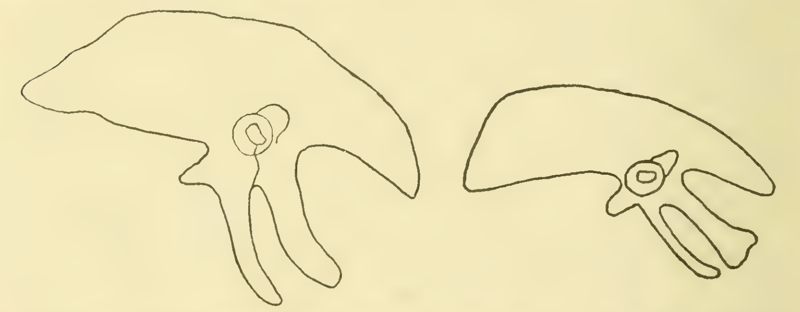
Das nächstältere Stadium, Fig. 128, zeigt bereits zahlreiche Veränderungen. Das postacetabulare Ilium hat jetzt dieselbe Länge, wie Pubis und Ischium, ist wie beim Erwachsenen abwärts gebogen und erinnert im ganzen an seine adulte Form. Ganz anders das präacetabulare Ilium, welches noch ganz schmal und zugespitzt ist, und noch wenig Gemeinsames mit der definitiven Form hat. Diese Tatsachen sollen nach PARKER die Ansicht stützen, der gemäß nur das postacetabulare Ilium der Vögel dem ganzen Ilium der Reptilien homolog wäre, das präacetabulare hingegen ein sekundär entstandenes Gebilde wäre. Die Trennungsspur zwischen Pubis und Ischium ist noch vorhanden. Der lange Processus pectinealis ist, nach der Abbildung zu urteilen, jetzt viel schmäler geworden und richtet sich nach vorn und zugleich abwärts.

Auf Fig. 129 zeigt das präacetabulare Ilium bereits viel größere Dimensionen, so daß das endgültige Verhältnis der Länge

von präacetabularem und postacetabularem Ilium erreicht ist. Der Oberrand und das Vorderende sind noch nicht vollständig entwickelt. Pubis und Ischium sind jetzt deutlich rückwärts gerichtet.

Das etwas ältere Stadium, Fig. 130, zeichnet sich durch die vollständige Ausbildung des präacetabularen Ilium aus; Pubis und Ischium sind rückwärts rotiert und haben so ihre definitive Lage erreicht. Die Trennungsspur zwischen Pubis und Ischium ist verschwunden.

Das vorletzte von Parker abgebildete Stadium zeigt bereits starke Verknöcherungen. Der Ossifikationsprozeß schreitet, in der Mitte der Elemente beginnend, nach ihren Enden zu fort (vgl.



Textfig. 129. Apteryx. Embryonales Becken in Seitenansicht (aus Parker).

Textfig. 130. Apteryx. Embryonales Becken in Seitenansicht (aus Parker).

Fig. 131), so daß es schließlich zu dem in Fig. 132 illustrierten Zustande kommt, in welchem nur noch die distalen Pubis- und Ischiumenden, der Antitrochanter, der Processus pectinealis und eine schmale Lage zwischen Pubis und präacetabularem Ilium, aus Knorpelgewebe bestehen.

Auf Fig. 133 endlich sehen wir die vordere Acetabulargegend eines vollständig verknöcherten, jedoch noch jungen, Beckens. Jetzt sind nur noch undeutliche Nähte zwischen Pubis und Ischium und in der Mitte des Processus pectinealis vorhanden — „the pectineal process is seen to be ossified equally by the ilium and pubis. This is also the case in the Ostrich, according to Hatchett Jackson".

Männich, H. (1903). „Es besteht bei Eudyptes absolut kein Zusammenhang zwischen der Spina iliaca und dem Pubis. Die Bildung gehört ausschließlich dem Ilium an und ist deutlich von dem Pubis getrennt, während sie nach dem Ilium hin keine

Spur von Trennung zeigt. Dadurch erweist sie sich eben nur als ein einfacher Fortsatz des Iliums, dem meiner Ansicht nach keinerlei phylogenetische Bedeutung zuzusprechen ist."

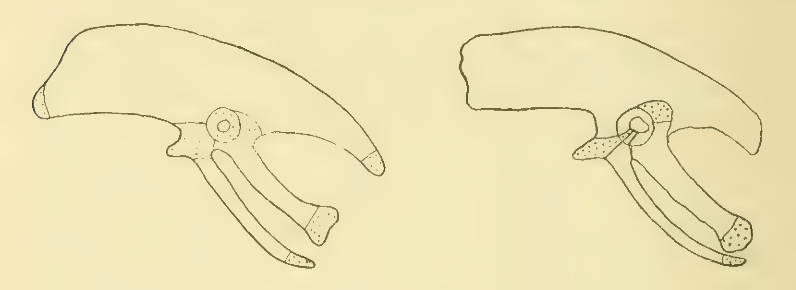
„Auf Sagittalabschnitten des jüngsten Stadiums ist diese Spina iliaca als eine nicht unbeträchtliche Erhöhung bemerkbar, welche aber allmählich kleiner wird, so daß sie auf den ältesten Stadien schließlich nur als eine ganz flache Erhebung sichtbar bleibt und an dem Ilium des erwachsenen Tieres gänzlich verschwunden ist. Das Pubis, dessen basaler Teil, wie schon oben erwähnt ist, den ventralen Rand des Acetabulums bildet, hat auf dem jüngsten Stadium schon seine definitive, dem Ischium und Ilium parallele oder nahezu parallele kaudale Richtung eingenommen."

Broom, R. (1906). „In the 10-day ostrich embryo the pelvis is well developed and much of it is chondrified. The ilium is of large size and is developed both much in front of the acetabulum and far behind it. The preacetabular portion is a deep, flat plate, which extends forwards in the direction of the lumbar vertebrae. Posteriorly the ilium narrows very considerably and curves downwards and backwards along the curved caudal vertebrae. The acetabulum is relatively of large size and is imperforate, being completely closed by the ilium, pubis, and ischium. The pectineal process is of large size, but it appears to be formed by the pubis rather than the ilium. If this be so, then the head of the pubis is unusually broad. The lower part passes downwards and curves slightly backwards, and is a slender, cartilaginous rod. At its lower end it passes into a broad sheet of procartilage which connects it with the ischium. Near the lower end of the cartilaginous portion a slight condensation of connective tissue or procartilage cells probably represents the early stage of the prepubis. The ischium has a very broad head which joins with the ilium and the pubis, and forms much of the acetabulum. From this it passes downwards as a broad bar of cartilage, then curves forwards as it passes into the sheet of procartilage, which unites it with the lower end of the pubis. There is no symphysis of the pubes or ischia, each being a considerable distance away from its neighbour of the opposite side.

In the 11-day embryo the condition of parts is much more like that of the adult. The pectineal process, though still large, is relatively much smaller. The pubis and ischium are longer and relatively more slender and they pass more backwards. The

connecting band of procartilage is relatively much smaller, and the pubis passes down as a well-chondrified rod to a lower level than the ischium and curves inwards towards its neighbour. There is still, however, no symphysis, the two ends being considerably apart.

The condition of the pelvis is particularly interesting as showing that the avian type is not derived from one with the



Textfig. 131 und 132. Apteryx. Embryonale Becken in Seitenansicht (aus PARKER).

pubis and ischium apart, as in the carnivorous dinosaurs, but rather a modification of such a type as is seen in the pterosaurs. It further seems to show that originally the pubis and ischium were directed downwards and that the backward direction is a late modification.“ Man vgl. Fig. 134.

Leider teilt uns BROOM nichts mit über die Lage und Richtung der Trennungsspur zwischen Pubis und Ilium, welche ja so leicht auf Längsschnitten durch die Acetabularregion beobachtet werden kann. Darum bleibt der Zweifel über den Wert der Ausführungen von BAUR, welcher darauf aufmerksam machte, daß auf der Abbildung des Beckens eines Casuarius, welche SABATIER veröffentlicht hatte, die Trennungslinie zwischen knöchernem Pubis und Ilium mitten durch den Processus pectinealis geht, und somit die obere Hälfte des Fortsatzes dem Ilium, die untere dem Pubis angehöre, fortbestehen, insbesondere nach den diesbezüglichen kritischen Bemerkungen von MEHNERT.

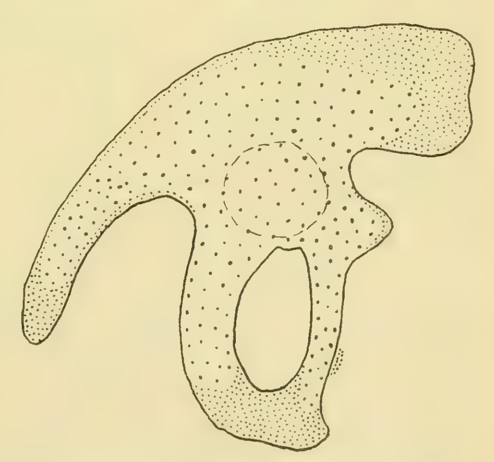


Textfig. 133. Apteryx, juv. Vordere Acetabularregion (aus PARKER.)

Nach MEHNERTS Angaben findet man nämlich denselben Vorsprung „auch bei Carinaten in dem Entwicklungsstadium, in welchem das Pubis mit dem Processus ilei acetabularis pubicus

noch nicht knöchern verbunden ist, sondern beide noch durch eine Knorpelscheibe voneinander getrennt sind, und zwar kann man diesen Vorsprung sowohl bei Carinaten konstatieren, die eine wohl ausgebildete Spina iliaca besitzen (z. B. beim Huhne), als auch bei solchen Formen, die im entwickelten Zustande keine Spina iliaca haben (z. B. Otis tarda). Betrachtet man Fig. 4, welche das Os pelvis eines jungen Huhnes von der medialen Fläche darstellt, so findet man vor dem Acetabulum die vom Ilium ossifizierte Spina iliaca (*Sp. il.*). Außer der Spina iliaca sieht man eine durch den Zusammentritt vom Processus ilei acetabularis pubicus und dem Pubis gebildete leistenförmige Erhebung (*em. il. pol.*); man kann dieselbe Eminentia ileo-pubica nennen".

„Da die Eminentia ileo-pubica, wie wir sie bei Carinaten finden, vollständig mit dem bei den erwähnten jungen Ratiten gefundenen Vorsprung übereinstimmt, so ersieht man hieraus, daß der letztere eine Eminentia ileo-pubica ist und nicht etwa schon der von zwei Bestandteilen des Os pelvis gebildete präacetabulare Fortsatz der ausgewachsenen Formen. Derselbe findet sich im entwickelten Zustande in einer Situation, die vermuten läßt, daß er sich im Anschlusse an diese Eminentia ileo-pubica entwickelt, es muß jedoch, da Entwicklungsstadien nicht bekannt sind, in denen mit Sicherheit die erste Anlage des präacetabularen Fortsatzes erkannt werden könnte, zunächst unentschieden bleiben, ob nur der vom Ilium stammende Teil der Eminentia ileo-pubica den präacetabularen Fortsatz bildet, wie dieses Mivart behauptete, indem er sagt „the pubis does not seem to take any share in forming the iliopectinealspine", oder ob auch das Pubis einen gewissen Anteil an der Bildung des präacetabularen Fortsatzes nimmt."



Textfig. 134. Struthio camelus. 10 Tage alter Embryo. Längsschnitt durch das Becken (aus Broom).

Dieselbe Eminentia ileo-pubica fand ich bei vielen jungen Hühnern und bei einem jungen Casuarius galeatus der hiesigen zoologischen Sammlung, will mir jedoch in dieser Hinsicht vorläufig kein Urteil erlauben.

Die erste, vorknorpelige, Beckenanlage beschreibe ich als nicht zu meiner Aufgabe gehörend nicht, will jedoch erwähnen, daß ich einige Schnittserien[1]) daraufhin untersuchte und die darauf bezüglichen Angaben Bunges und Mehnerts vollauf bestätigen kann.

Die knorpeligen Beckenanlagen sollen hier an Hand der Plattenmodelle und durchsichtigen Präparate unter Berücksichtigung der mikroskopischen Befunde geschildert werden. Bevor ich mich meinen eigenen Ergebnissen zuwende, will ich mit Mehnerts eigenen Worten die Verhältnisse wiedergeben, die er bei einem Lachmövenembryo fand.

„In Fig. 6 ist ein den Beckengürtel treffender Sagittalschnitt durch den Leib eines Lachmövenembryo (L. d. h. Extr. 0,4 mm) abgebildet. Man sieht drei Durchschnitte durch knorpelige Gebilde, welche einen in der Mitte gelegenen vierten umgeben. Die Trennung dieser vier Gebilde läßt sich in allen Schnitten der betreffenden Serie konstatieren. Der in der Mitte gelegene runde Knorpel stellt den Durchschnitt durch den Kopf des Femur dar. Dorsal von diesem finden wir eine Knorpelplatte, die parallel zur Wirbelsäule gelagert ist. Diese Knorpelplatte, die im abgebildeten Schnitte nicht in ihrer ganzen Ausdehnung getroffen ist, überlagert nur wenig proximalwärts den Nervus cruralis, distalwärts reicht sie viel weiter über den Nervus schiadicus hinaus. Ventralwärts vom Kopfe des Femur finden wir zwei Knorpelstäbe, die an dem vorliegenden Schnitte schräg zu ihrer Längsachse getroffen sind. Sie sind also am Objekte in der Tat länger als es die Figur zeigt (weil diese nur einen Schnitt darstellt). Der proximal und ventral gelegene Knorpelstab (*Pub*) ist mit abgerundeten Enden versehen und steht senkrecht zur Längsachse der Wirbelsäule und der dorsal gelegenen Knorpelplatte. Der ventral und distal gelegene Knorpel (*Isch*) zeigt die Gestalt eines etwas abgeplatteten Stabes mit abgerundeten Enden. Er bildet mit dem ventral und proximal gelegenen Knorpel einen

---

1) Podiceps cristatus (kein Schnabel, schaufelförmige Extremitäten etwas mehr als 3 mm lang), Larus ridibundus (kein Schnabel, schaufelförmige Extremitäten 3 mm lang), Numenius arquatus (Andeutung des Schnabels, Länge der hinteren Extremität 4,5 mm).

ventralwärts offenen spitzen Winkel. Zwischen diesen drei Knorpeln und dem Femurkopfe findet sich ein dichtes kleinzelliges Gewebslager."

Ganz ähnliche Beobachtungen habe ich bei einem Lachmövenembryo (Schnabelspitzescheitellänge 7,5 mm, Länge der hinteren Extremität 4,5 mm) machen können. Ich schildere sie an Hand des Modells V, welches die rechte Beckenhälfte darstellt. Das Modell ist in Fig. 7, Taf. XXVII, von der rechten Seite, lateral gesehen, abgebildet. Der Embryo ist etwas älter als derjenige, bei welchem Mehnert die erste Anlage der drei knorpeligen Elemente beschrieben hat. Hier sind ebenfalls nur Knorpelgebilde zu sehen, die miteinander noch nicht verwachsen sind. Das Pubis bildet mit der Längsachse des Ilium einen geraden Winkel. Der vom Ischiumkörper und der Iliumlängsachse eingeschlossene Winkel beträgt 30°, während der kaudalwärts abgebogene Ramus ascendens ossis ischii mit der Iliumlängsachse einen stumpfen, ca. 95° großen Winkel bildet. Das Ilium stellt eine ziemlich dünne Platte dar, deren schmälere Vorder- und Hinterpartie von der Wirbelsäule lateralwärts etwas abgebogen ist. Am Ilium ist bereits ein größerer Processus ilii acetabularis pubicus und ein kleinerer Processus ischiadicus, beide noch stumpf, vorhanden. Die leichte Konkavität des Iliumrandes entspricht der Stelle, welche später zum Oberrande des Acetabulum wird.

Das Pubis ist sehr stark und massiv, läuft unten stumpfspitz aus. Seine untere Hälfte biegt sich bereits leicht kaudalwärts. Es ist dicker als breit, so daß sein Querschnitt ein unregelmäßiges Oval darstellt, dessen längere Achse in der medio-lateralen Richtung liegt. Am dicksten ist das Pubis zuoberst, in der unmittelbaren Nähe des Ilium, von wo aus die Dicke allmählich abnimmt.

Das Ischium ist etwas weniger dick als das Pubis. Es ist breiter als dick. Im Profil stellt es eine Platte dar, deren obere Partie unter einem rechten Winkel kaudal- und aufwärts umgebogen ist. Diese Partie entspricht dem späteren Ramus ascendens ossis ischii.

Auf diesem Modell, sowie an durchsichtigen Totalpräparaten vieler Embryonen, habe ich feststellen können, daß die acetabularen Partien der drei Elemente der mittleren Sagittalebene des Körpers am nächsten liegen, während die übrigen mehr lateral gerichtet sind. Auf einigen Schnitten der zur Rekonstruktion benutzten Serie sieht man den Nervus obturatorius dem Pubiskörper eng anliegen, ohne jedoch von diesem irgendwie umschlossen zu sein.

Ein dem Mehnertschen erstbeschriebenen Mövenembryo gleichalteriges Stadium liegt mir leider nicht vor, wohl aber ein etwas jüngeres (Länge der hinteren Extremität 3,5 mm), welches ich als Totalpräparat (Durchsichtigmachen mit voraufgehender Methylgrünfärbung) untersuchen konnte und an dem ich identische Verhältnisse vorfand. Dasselbe gilt auch für Podiceps cristatus (Länge der hinteren Extremität etwas mehr als 4 mm), Haustaube (schaufelförmige hintere Extremität 4 mm) und Rouenente (8 Tage alter Embryo), mit der Einschränkung, daß hier die Grenzen zwischen den noch schwach differenzierten Knorpeln und dem umgebenden Gewebe nicht immer so scharf wie bei den oben beschriebenen Mövenembryonen hervortreten.

Über ein etwas älteres als das dem ersten Modell zugrundegelegte Stadium orientiert Fig. 11, Taf. XXVIII, welche einen Längsschnitt durch die rechte Beckenhälfte eines Embryos von Larus ridibundus (Länge der hinteren Extremität fast 5 mm, Schnabelspitzescheitellänge 8 mm) darstellt. Der Knorpel ist blau gehalten, die feinere Punktierung markiert den Vorknorpel. Das Ilium ist in seiner ganzen Ausdehnung, das Ischium, und in noch höherem Maaße das Pubis, sind nur teilweise vom Schnitt getroffen. Letzteres liegt vollständig frei, vom Ilium und Ischium durch breite Zonen des Vorknorpels getrennt. Auf den meisten Schnitten der betreffenden Serie erscheint auch das Ischium vom Ilium getrennt, auf dem abgebildeten medialen jedoch ist zwischen den beiden Komponenten bereits eine schmale Knorpelbrücke vorhanden. Der Processus pectinealis fehlt, wie es bei Vögeln, die im erwachsenen Zustande seiner entbehren, die Regel zu sein scheint. Am Ischium kann man, wie am Modell V, einen oberen und unteren Teil unterscheiden, insofern ersterer mit der Hauptachse des Ilium einen beinahe rechten Winkel einschließt, während letzterer stark kaudalwärts gerichtet ist und so einen viel spitzeren Winkel mit dem Ilium bildet. Der Ischium- und Pubiskörper bilden miteinander einen nach unten offenen, ziemlich spitzen Winkel. Das distale Drittel des Pubis ist deutlich kaudalwärts gebogen und läuft der unteren Ischiumpartie parallel. Was die Lage der einzelnen Teile im allgemeinen betrifft, so zeigt sich hier noch eine weitgehende Übereinstimmung mit ihrem Verhalten am Modell V.

Dem zuletzt geschilderten Stadium ähnliche Verhältnisse finden sich bei Embryonen von Corvus corone (Länge der hinteren Extremität 5 mm, Schnabelspitzescheitellänge 7,5 mm). Ins-

besondere erinnert die Form des Ischium und des hinteren Iliumteiles an die Fig. 11, Taf. XXVIII. Pubis und Ilium medial zusammenhängend, Ischium und Ilium zusammenhängend, Ischium und Pubis getrennt.

Eine weitere Etappe in der Entwicklnng des knorpeligen Vogelbeckens stellt das Modell VI dar (vgl. Fig. 1, Taf. XXV), das unter Zugrundelegung einer Schnittserie durch einen älteren Lachmövenembryo (Länge der hinteren Extremität $5^1/_4$ mm, Schnabelspitzescheitellänge $9^1/_2$ mm) hergestellt wurde. Das Ischium und Pubis sind an diesem Modell mit dem Ilium bereits verwachsen, berühren sich jedoch im weiteren Verlaufe noch nicht[1]). Der von der Pubis- und Iliumlängsachse eingeschlossene Winkel beträgt ca. 65°, derjenige zwischen Ilium und Ischium nur 25°. Das postacetabulare Ilium endigt jetzt nicht mehr abgerundet, sondern ist an seinem Hinterende breiter als in der Mitte und viereckig abgestumpft. Das ganze Ilium ist mehr oder weniger eben. Die vordere Partie des präacetabularen Ilium prominiert etwas mehr nach vorn als früher; in anderen Beziehungen ist es noch unverändert geblieben. Allgemein gesprochen, ist hier das Ilium dem typischen Vogelilium noch sehr unähnlich, wenn wir von seiner relativen Längenausdehnung, die bereits sehr beträchtlich ist, absehen. Der Processus ilii acetabularis pubicus sowie der Processus ischiadicus sind gut ausgebildet. Die mittlere Sagittalebene des ersteren fällt mit derjenigen des ganzen Ilium zusammen. Der Processus selbst ist ziemlich breit, stark in lateromedialer Richtung abgeflacht und springt mit dem unteren Teile seines Vorderrandes stark über die Verwachsungsstelle mit dem Pubis vor. Das acetabulare Pubisende hat seine starke Ausdehnung in latero-medialer Richtung beibehalten, so daß die Medianebenen dieser beiden untereinander bereits verwachsenen Knorpel sich schrägwinkelig schneiden. Daher täuschen diesen Verhältnissen nicht Rechnung tragende Schnitte leicht eine Selbstständigkeit des Pubis vor und erwecken den Anschein des Vorhandenseins eines kranialen und kaudalen Processus am acetabularen Pubisende. Übrigens ist nur der acetabulare Teil des Pubis unverändert geblieben, wogegen seine mittlere Hauptpartie jetzt rundstabförmig ist und nach unten zu allmählich an Dicke und Breite abnimmt. Sein freies Ende ist nicht mehr spitz, sondern

---

1) Auf den Schnitten ist zwischen Pubis und Ilium noch eine Trennungsspur nachweisbar.

abgerundet und biegt sich etwas medial- und kaudalwärts. Das Ischium ist breiter und relativ dünner geworden. Sein Hinterende ist stumpf abgerundet und stellt seine breiteste Stelle dar. Ein Ischiumhals fehlt noch. Von der medialen Seite betrachtet ist die hintere Ischiumpartie ausgehöhlt.

Zwei weitere von mir mit der Lupe und mikroskopisch untersuchte embryonale Becken von Larus ridibundus (Länge der hinteren Extremität 7 mm, Schnabelspitzescheitellänge $10^1/_2$ mm und Tibiotarsus $3^1/_2$ mm, Schnabelspitzescheitellänge 11 mm) weichen von der eben beschriebenen, im Modell VI dargestellten, Beckenform wenig ab. Beim jüngeren dieser beiden Embryonen ist zwischen Pubis und Ilium noch eine ziemlich scharfe, zwischen Ilium und Ischium, Ischium und Pubis dagegen nur eine undeutliche Trennungsspur vorhanden. Beim älteren Embryo sind diese Elemente untereinander bereits verwachsen.

Viel weiter in der Entwicklung fortgeschritten sind die auf Fig. 12 u. 13, Taf. XXVIII, abgebildeten embryonalen Becken von Larus ridibundus (Tibiotarsus 5,5 mm, Schnabelspitzescheitellänge 13,5 mm) und Podiceps cristatus (Tibiotarsus 6 mm, Schnabelspitzescheitellänge 12,5 mm), die ich an durchsichtigen Methylgrünpräparaten und nachträglich an mikroskopischen Schnitten untersuchte. Da die beiden Becken eine etwa gleich hohe Entwicklungsstufe repräsentieren, mögen sie in unmittelbarer Aufeinanderfolge beschrieben werden.

Beim Lachmövenembryo (Tibiotarsus 5,5 mm, Schnabelspitzescheitellänge 13,5 mm) bilden die Pubis- und Iliumlängsachsen einen Winkel von ca. 35°. Durch starke Abwärtskrümmung des hinteren Teiles des präacetabularen Ilium wird letzteres dem Oberrande des Ischium bedeutend genähert, so daß die ovale Incisura ischiadica von hinten her beinahe verschlossen erscheint. Auch das Pubis und Ischium liegen hier einander näher als am älteren Mövenmodell; ihre mittleren Partien verlaufen einander fast parallel. Das Ilium ist annähernd 4,5 mm lang, umfaßt 11—12 Wirbel, ist viel schlanker und relativ dünner geworden. Sein präacetabularer Teil, insbesondere dessen vorderste Partie, ist viel breiter als auf dem vorhergehenden Stadium; seine größte Breite hat sich kranialwärts verschoben. Das postacetabulare Ilium zeigt eine eigentümliche Gestalt. Seine vordere, unmittelbar hinter dem Acetabulum gelegene Partie ist sehr schmal und bildet eine in einem sanften Bogen verlaufende Knorpelspange, die kaudalwärts in die hintere Partie der Pars renalis übergeht.

Letztere besitzt eine viereckige Fläche mit ziemlich spitzen Ecken. Von der kaudalen, kranialen und ventralen, dem Ischium zugekehrten Seite ist diese Fläche durch konkave Ränder begrenzt. Das präacetabulare Ilium ist ebenso lang wie das postacetabulare.

Der Antitrochanter ist, wenn auch noch sehr klein, bereits angelegt.

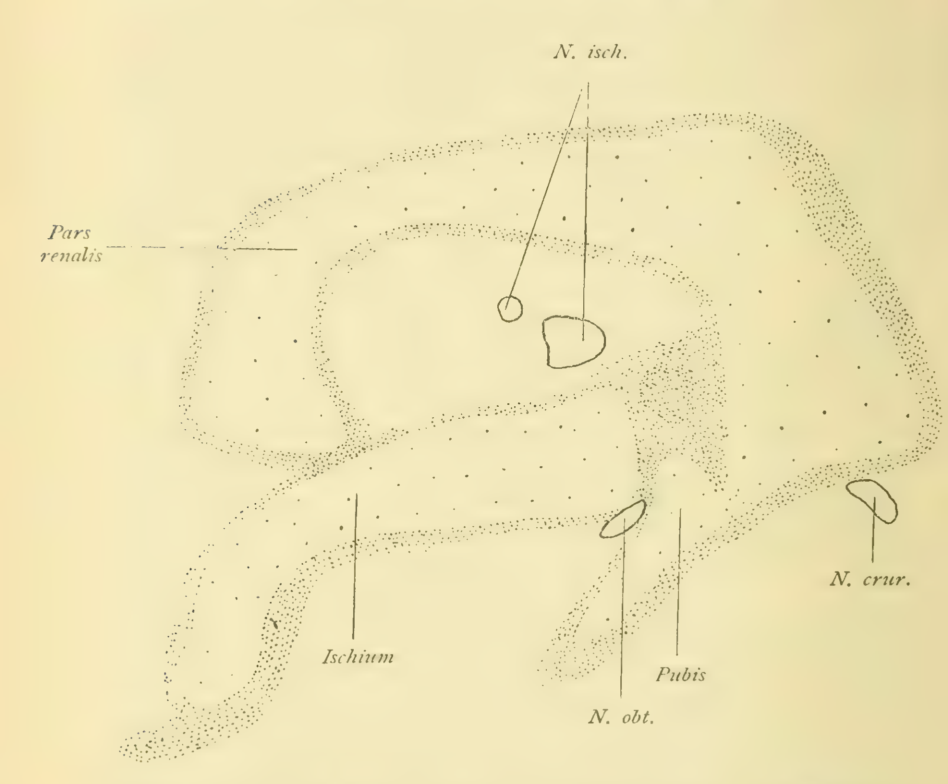
Pubis und Ischium sind ebenfalls viel schlanker als auf dem älteren Mövenmodell. Das Pubis ist breiter als dick und zeigt so eine annähernd bandartige Gestalt. Vom Acetabulum, wo es am breitesten ist, verjüngt es sich allmählich bis etwa zur Mitte seiner Länge, von wo ab es gleichmäßig breit bleibt. Sein Hinterende ist stumpf abgerundet. Das Ischium weist eine sehr schlanke Form auf, zeigt in der Mitte seiner Länge die geringste Breite. Es verläuft anfangs mehr kaudal- als abwärts, um dann an der Stelle seiner größten Breite, unmittelbar hinter dem kaudalen Iliumende, sich gegen das Pubis zu ventralwärts zu krümmen. Die äußerste Spitze des Ischium biegt sich wiederum mehr kaudalwärts. Dieses Ende repräsentiert den dem Pubis am nächsten gelegenen Teil des freien Ischium.

Auf den durch dieses Embryonalbecken geführten Schnitten ist zwischen dem Pubis und Ischium eine Trennungsspur zu sehen, die in der Nähe des Acetabulum am breitesten ist. Auf denselben Schnitten kann man zwischen Pubis und Ilium stellenweise noch Reste der breiten Trennungsspur finden.

Auf dem durchsichtigen Methylgrünpräparat bemerkt man deutlich das Vorhandensein eines helleren Streifens des an Interzellularsubstanz ärmeren Knorpels, der zwischen den im übrigen untereinander bereits verwachsenen Pubis und Ischium liegt und so die Stelle markiert, an der die Verwachsung stattgefunden hat.

Bei dem Embryo von Podiceps cristatus (Tibtotarsus 6 mm, Schnabelspitzescheitellänge 12,5 mm) (Fig. 13, Taf. XXVIII) beträgt der Winkel zwischen dem Pubis und Ischium einer- und der Iliumlängsachse andererseits ca. 25°. Das Ilium ist 5,5 mm lang, in seinem Bereiche $16^1/_2$ Wirbel. Es stellt eine Knorpelplatte dar, welche der Wirbelsäule parallel liegt und nur mit ihren Endpartien sich etwas lateralwärts abbiegt. Das Ischium liegt mit dem Ilium in der gleichen Ebene, während das Pubis sich etwas mehr lateralwärts abbiegt und erst mit seinem freien Ende sich medialwärts krümmt, so daß seine Spitze mit dem Ischium in eine Ebene zu liegen kommt. Die Incisura ilioischiadica hat eine unregelmäßig dreieckige Gestalt. Das präacetabulare Ilium ist

vorn ziemlich schmal, am breitesten vor dem Acetabulum. Der Processus ilii acetabularis pubicus ist sehr breit und springt an der Verwachsungsstelle mit dem Pubis stark kranialwärts vor. Das postacetabulare Ilium ist von einer sehr schlanken und eigenartigen Gestalt. Vorn ist es schmal, weiter kaudalwärts wird es breiter und läuft schließlich in eine Spitze aus, die dorsal liegt und etwas dorsalwärts gekrümmt erscheint. Das prä- und das post-

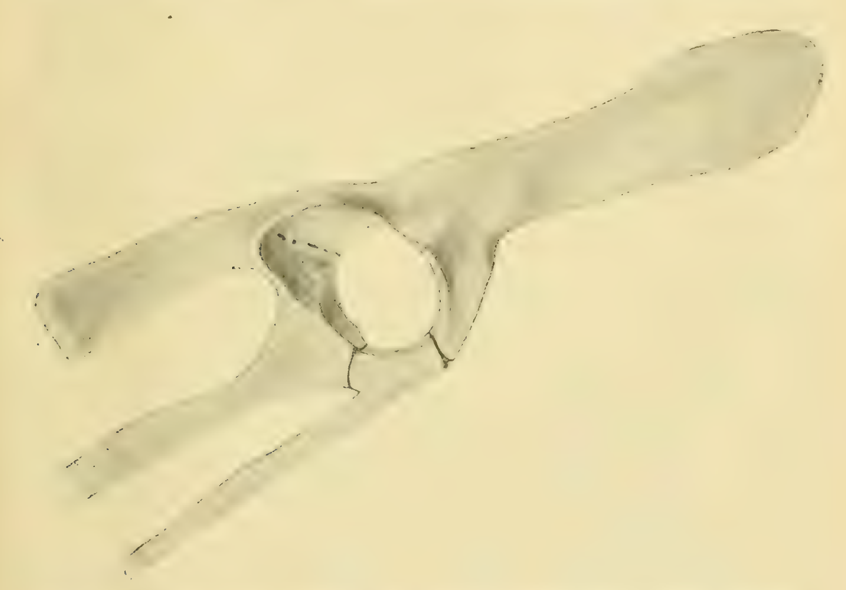


Textfig. 135. Corvus corone. Embryo (Tibiotarsus 4 mm). Längsschnitt durch die Acetabularregion und den postacetabularen Teil des Beckens.

acetabulare Ischium sind annähernd gleich lang. Der Antitrochanter besitzt eine ansehnliche Größe. Das bandförmige Ischium ist nur wenig länger als das postacetabulare Ilium, während das Pubis, das eine dem Ischium ähnliche Gestalt und Breite besitzt, das postacetabulare Ilium und das Ischium an Länge bedeutend übertrifft. Ischium und Pubis sind etwas dicker als das Ilium und sind daher etwas dunkler mit Methylgrün gefärbt als letzteres. Auf Schnitten ist das Pubis vom Ischium und Ilium durch Trennungs-

spuren abgesetzt. Zwischen Ischium und Ilium ist diese Spur besonders deutlich ausgebildet. Auf der ventralen Seite der Verwachsungsstelle dieser beiden Knorpel ist auf Schnitten noch ein kleiner Spalt zu sehen, der auf eine frühere Selbständigkeit beider Elemente hindeutet.

In Fig. 135 habe ich einen medialen, schräg getroffenen Schnitt durch die Acetabularregion und das postacetabulare Becken eines älteren Embryos von Corvus corone (Tibiotarsus 4 mm) abgebildet. Schon die Form und Lage der einzelnen Teile lassen ein sehr weit vorgerücktes Stadium des Beckens erkennen. Das Hinterende des postacetabularen Ilium legt sich dem Ischium eng an, ohne jedoch mit ihm zu verschmelzen. Diese beiden Partien erinnern an die Verhältnisse bei dem zuletztbeschriebenen



Textfig. 136. Podiceps cristatus, juv. Rechte Beckenhälfte lateral gesehen.

Mövenbecken (Fig. 12, Taf. XXVIII). Das Pubis, von dem hier nur ein kleiner Teil getroffen ist, berührt das Ischium nicht, während es mit dem Ilium bereits verwachsen ist. Zwischen Ilium und Pubis ist eine breite Trennungsspur sichtbar. Auf anderen, mehr lateral geführten Schnitten, ist eine völlige Verwachsung des Ischium und Ilium zu konstatieren.

Bei einem Rouenentenembryo von 10 Tagen finde ich das Pubis mit dem Ilium verwachsen, wobei auf einigen Schnitten stellenweise eine undeutliche Trennungsspur zu sehen ist. Pubis

und Ischium getrennt. Zwischen Ischium und Ilium eine deutliche breite Trennungsspur.

Bei einem älteren Embryo von Passer domesticus (Tibiotarsus $2^3/_4$ mm, Schnabelspitzescheitellänge $5^3/_4$ mm) sind Pubis und Ilium, Ischium und Ilium zusammenhängend. Zwischen letzteren sowie zwischen Pubis und Ischium ist eine undeutliche Trennungsspur bemerkbar.

Anhangsweise sei noch auf die Abbildung eines juvenilen Beckens von Podiceps cristatus (Fig. 136) hingewiesen, die uns einen Einblick in den Anteil gestattet, den die drei knöchernen Beckenelemente an der Begrenzung des Acetabulum haben. Die Hälfte der Umrandung wird vom Ilium gebildet, zwei Sechstel vom Ischium und nur ein Sechstel vom Pubis. Die Trennungsspur zwischen Ilium und Ischium geht durch die Mitte des Antitrochanter. Ein ähnliches Verhalten fand ich bei Gallus domesticus, Anas boschas und Rhea americana.

Zusammenfassung zum embryologischen Teil.

1. Die Verknorpelung des Femur geht der Beckenverknorpelung voran und ist von letzterer unabhängig.

2. Ilium, Ischium und Pubis besitzen selbständige Verknorpelungszentren. Beim Haushuhn finden sich manchmal Abweichungen von dieser Regel.

3. Auf ganz jungen Knorpelstadien liegen die acetabularen Partien der Beckenelemente der Medianebene des Körpers am nächsten, die distalen Partien mehr lateral.

4. Auf sehr jungen Entwicklungsstadien ist das Pubis etwas mehr von der Medianebene des Körpers entfernt als die beiden anderen Elemente.

5. Der Nervus obturatorius berührt auf sehr frühen Entwicklungsstadien das Pubis, ohne jedoch vom Knorpelgewebe irgendwie umschlossen zu sein.

6. Die Verwachsung der knorpeligen Elemente untereinander erfolgt zumeist in folgender Reihenfolge: zuerst verwachsen Ischium und Ilium, dann Pubis und Ilium und endlich Ischium und Pubis. Die Verwachsung beginnt an der medialen Seite der acetabularen Partien der drei Beckenelemente.

7. Der prä- und postacetabulare Darmbeinabschnitt legt sich annähernd gleich groß an.

8. Bei sehr jungen Hühnerembryonen ist der größte Teil des präacetabularen Ilium, von außen betrachtet, konvex, von der

medialen Seite gesehen, konkav, verhält sich also in dieser Hinsicht umgekehrt wie der ausgewachsene Knochen. Die ganze Partie des embryonalen präacetabularen Ilium, die nach außen zu konvex erscheint, entspricht nur demjenigen Teile der älteren Beckenanlagen und des adulten Beckens, der unmittelbar vor dem Acetabulum liegt.

9. Unter Berücksichtigung der Größe des vom Pubis und der Iliumlängsachse gebildeten Winkels läßt sich für die embryonalen Becken eine Reihe aufstellen, die der anatomischen, von MEHNERT (1888) und DAMES (1897) gegebenen, an die Seite gestellt werden soll.

Ontogenetische Reihe:		Vergleichend-anatomische Reihe: (Nach Angaben von MEHNERT und DAMES).	
Larus ridibundus (L. d. h. Extr. $4^{1}/_{2}$ mm)	90°		
Larus ridibundus (L. d. h. Extr. $5^{1}/_{4}$ mm)	65°		
Hühnerembryo 7 Tage alt	45°	Archaeopteryx	45°
„ 7 Tage 8 Std. alt	35°	Apteryx	35°
Larus ridibundus (Tibiotarsus $5^{1}/_{2}$ mm)	35°		
Hühnerembryo 8 Tage alt	30°	Struthio[1])	30°
Podiceps cristatus (Tibiotarsus 6 mm)	25°		
		Rhea[1])	20°

Der Vergleich dieser beiden Reihen zeigt die große Verschiebung des Pubis während der Embryogenese.

10. Der Processus pectinealis entsteht beim Haushuhn vom Ilium aus, und zwar vom Processus ilii acetabularis pubicus.

11. Bei Vögeln, welche keinen (Larus) oder einen nur sehr kleinen (Podiceps) Processus pectinealis im erwachsenen Zustande besitzen, tritt derselbe während der Embryogenese nicht auf.

12. Der Processus pectinealis vergrößert sich beim Haushuhn im Laufe der Ontogenese. (Eine Rückbildung findet nicht statt.

Schluß.

Alle Autoren stimmen zurzeit darin überein, daß das Ilium und Ischium der Vögel dem Ilium und Ischium der Reptilien homolog sind. Was dagegen die Homologisierung des vorderen ventralen Elementes am Vogelbecken betrifft, des Teiles, welcher am Anfang des vergangenen Jahrhunderts ohne weiteres als Pubis bezeichnet wurde, so stehen sich hier verschiedene Auffassungen gegenüber. Von MECKEL, CUVIER, OWEN, HUXLEY, GEGEN-

1) Von MEHNERT ohne Zahlen angeführt; diese rühren von mir her.

Baur und Bunge wurde das fragliche Element als Pubis angesehen. Hulke nnd Marsh, denen sich Baur, Dames und Johnson anschließen, vertreten dagegen die Ansicht, daß der Processus pectinealis derjenige Teil des Vogelbeckens ist, welcher dem vorderen, von Marsh als Pubis bezeichneten, Schambeinaste des Beckens der praedentaten Dinosaurier und somit auch dem Pubis der rezenten Reptilien homolog ist. Der dritte ständige Bestandteil des Vogelbeckens wäre dann nach den letztgenannten Autoren bei den meisten Reptilien nicht vertreten, wohl aber durch den Teil des Os pelvis der Praedentata, der von Marsh „Postpubis“ genannt wird. Der Marsh schen Bezeichnung des Processus pectinealis der Vögel als Pubis schließen sich Wiedersheim, Dollo und Baur an. Dames stimmt im allgemeinen dieser Auffassung zu, führt jedoch für den Processus pectinealis den neuen Namen „Präpubis“ ein.

„Bei dieser Art der Homologienbestimmung“, sagt Mehnert „muß man sich vorstellen, daß in demselben Maße, wie bei den Ahnen der Vögel das ursprüngliche Pubis an Größe abnahm, ein neu aufgetretener Teil, das Postpubis, an Größe zunahm, bis schließlich bei den meisten Vögeln das Pubis zu einem Rudimente wird und nur ein Postpubis vorhanden ist.“

Mehnert gibt eine Zusammenstellung der von dieser Auffassung abweichenden Deutungen der Natur des Processus pectinealis wie folgt:

„1. Bunge erklärt den präacetabularen Fortsatz *d* [1]) für einen Fortsatz des Ilium und nennt ihn Spina iliaca. Baur akzeptiert diese Ansicht für die Carinaten.

2. Baur behauptet, daß dieser Fortsatz bei den Ratiten sowohl vom Ilium, wie vom Pubis (*c*) gebildet wird.

3. Owen, Eyton, Mivart, Huxley erklären den Fortsatz *d* für einen Bestandteil des Pubis *c*. Huxley nennt ihn Pectinealprozess; Mivart „Iliopectinealprozess“.

4. Wiedersheim spricht die Vermutung aus, daß wir es hier mit einem vierten Bestandteile, mit einer „Pars acetabularis“ zu tun haben. Auch dieser Ansicht schließt sich Baur an.“

Mehnert erwähnt noch nicht die im Jahre 1887 erschienene wichtige Arbeit von Haij „Jemförande studier öfver Foglarnes Bäcken“. Es sei deshalb hier in Kürze über die Folgerungen, zu welchen der schwedische Forscher gekommen ist, berichtet.

---

1) Processus pectinealis.

Haij stimmt im allgemeinen mit den Ansichten Baurs überein, geht jedoch insofern über ihn hinaus als er denjenigen Teil des Carinatenbeckens angibt, welcher dem Pubis der Reptilien homolog sein soll. Haij glaubt in dem acetabularen, zwischen den proximalen (acetabularen) Partien des Ilium und Ischium eingeschobenen Teile des Schambeins der Vögel ein Rudiment des wahren Pubis gefunden zu haben, während die übrige Partie des Schambeins, welche dem Ischium meistens parallel läuft, dem Postpubis der Dinosaurier entsprechen soll. Haij sagt: „. . . aus diesem Grunde wäre dann das eigentliche Pubis der Vögel in der acetabularen Partie des Schambeins zu suchen, als Homologon des Schambeins des Krokodils, während der lange und schmale Teil des Schambeins dem Postpubis entspräche. Wir können leicht einsehen, daß diese Angabe mit der Baurschen Auffassung des Processus pectinealis des Casuars übereinstimmt. Beim Vergleich finden wir, daß das wahre Os pubis, wenn es so wie oben aufgefaßt wird, bei verschiedenen Vögeln verschieden stark reduziert ist. Wir haben schon gesehen, daß es bei den Straußvögeln verhältnismäßig gut ausgebildet ist, bei welchen man sogar eine Andeutung seiner distalen Partie beobachten kann, nämlich in dem Fortsatz, welcher von der Spina iliaca bei ihrer Bildung in sich aufgenommen wird. Diese Vögel scheinen demnach, mit Hinblick auf das Schambein, mit den Iguanodonten verwandt zu sein. Unter den Carinaten, welche ich untersucht habe, ist das Pubis bei den Schwimmvögeln am wenigsten, bei Passeres, Strisores und Zygodactyli am meisten reduziert.“

Es wäre hier noch der Ansicht Fürbringers (1888) Erwähnung zu tun, der in seiner berühmten Monographie seine diesbezügliche Auffassung folgendermaßen formuliert: „Am meisten bin ich geneigt, im allgemeinen der von Huxley eingeschlagenen Richtung zu folgen, indem ich das Postpubis der stegosauren und ornithopoden Dinosaurier und der Vögel dem Pubis der anderen Reptilien vergleiche, das Präpubis der genannten Dinosaurier resp. den Processus pectineus der Vögel in der Hauptsache als einen Muskelfortsatz auffasse.“ „Bei den Urvögeln führten die parallelen Differenzierungsvorgänge vermutlich auch zur Ausbildung eines dem Präpubis der Dinosaurier ähnlichen Muskelfortsatzes, des Processus pectineus, der aber von vornherein eine etwas dorsalere Lage (im Bereiche des Ileum resp. an der Grenze von Ileum und Pubis) und wohl niemals die Größe des Präpubis der Stegosaurier und Ornithopoden gehabt zu haben scheint;

dieser ursprünglich immerhin nicht ansehnliche und auch bei den lebenden Vögeln noch in ziemlicher Größe sich ontogenetisch anlegende Fortsatz hat sich aber nach und nach mehr reduziert und stellt bei der Mehrzahl der Vögel nur noch eine unbedeutende, oft selbst kaum wahrnehmbare Hervorragung dar.“

Mehnert selbst kam dann auf Grund seiner durchaus zuverlässigen Untersuchungen zur Ablehnung der Marshschen Ansicht und stellte die alte Auffassung von Meckel und Cuvier wieder her. Der Beckengürtel der Vögel setzt sich nach ihm nur aus einem Ilium, Ischium und Pubis zusammen. Diese drei Elemente zeigen auf frühen Embryonalstadien im Prinzip dieselbe Lagerung wie die homologen Bestandteile bei den Sauropoden. Der präacetabulare Fortsatz, Processus pectinealis, ist nach Mehnert ein Fortsatz des Ilium, und zwar des Processus ilii acetabularis pubicus, an dessen Bildung das Pubis bei Carinaten nicht beteiligt ist, und der schon seiner Entstehung nach, nicht als ein selbständiges viertes Beckenelement aufgefaßt werden darf. „Der Fortsatz ist auch nicht ein von reptilienähnlichen Vorfahren ererbtes, sondern ein erst nachträglich zustande gekommenes Gebilde. Die Dinosaurier, insbesondere die ornithopoden Dinosaurier, sind nicht Ahnen der Vögel, sondern sie sind ein Seitenzweig des gemeinsamen Sauropsidenstammes, welcher keine jetzt lebenden Nachkommen besitzt.“

Soviel über die älteren Anschauungen. In den zwei letzten Dezennien wurde nicht viel auf diesem Gebiete gearbeitet und dementsprechend sind nur noch wenige Autoren zu erwähnen.

Bei Besprechung der Arbeit von Johnson bemerkt Gadow (1891): „In bezug auf das Verständnis des Pubis der Säugetiere und der Krokodile sind erneute Untersuchungen wünschenswert; die oben angegebene Vergleichung der Vögel mit Eidechsen, Schildkröten und Dinosaurier wird dagegen als endgültig anzunehmen sein.“ Somit pflichtet er der Auffassung Johnsons bzw. der von Marsh bei, ohne auf die gewichtigen Befunde und Ausführungen von Mehnert Rücksicht zu nehmen.

Anders dagegen Braus (1906) [1]), welcher in dem von ihm im Hertwigschen Handbuch verfaßten Kapitel „Die Entwicklung

---

1) Beiläufig sei ein Irrtum korrigiert, der sich an einer Stelle der Brausschen Darstellung der Formentwicklung des Reptilienbeckens (Hertwigs Handbuch, p. 275) findet. Braus erwähnt da, daß der Nervus diazonalis (s. obturatorius) bei Reptilien „in verschiedenen Entwicklungsphasen eine differente Lage zum Becken ein-

der Form der Extremitäten und des Extremitätenskeletts" der Schilderung BUNGES und MEHNERTS folgt und mit ihnen in der Auffassung der Homologiebeziehungen übereinstimmt.

Auch OSBORN (1900) schließt sich auf Grund der MEHNERTschen Befunde der Ansicht früherer Autoren (MECKEL, CUVIER, HUXLEY, GEGENBAUR, BUNGE) an, indem er am Becken der Vögel nur drei Komponenten, Pubis, Ischium und Ilium, unterscheidet und dem „Pectinealprozess" nur einen sekundären Charakter zugesteht. ‚The primitive (or embryonic) bird pelvis, however, is triradiate and resembles that of the primitive carnivorous dinosaurs. The secondary, or adaptive, bird pelvis is totally different from that of any dinosaur. This militates against the theory of the derivation of birds from any specialized dinosaurs, such as the Iguanodontia or Megalosauria, but not against the theory of a common dinosaur-avian stem."

1908 hat v. HUENE in seinem Werke „Die Dinosaurier der europäischen Triasformation" sich mit unserem Problem befaßt, und kam dann unter Berücksichtigung der embryologischen Beobachtungen von BUNGE, JOHNSON und MEHNERT sowie durch Heranziehung der entsprechenden Muskelverhältnisse zu dem Resultate, „daß bei Vögeln 1. ein Postpubis (HULKE und MARSH) nicht vorhanden ist, 2. der nach hinten gerichtete lange Knochen dem wirklichen Pubis der Reptilien (zunächst noch mit Ausschluß der Krokodile) entspricht und 3. ein Präpubis (d. h. zunächst ein kranialer Pubisast) in den wenigsten Fällen ausgebildet oder auch nur angelegt ist, daß ein solcher aber vorkommt und dann der Processus pectinealis = Spina iliaca nur in der dorsalen Hälfte zum Ileum gehört".

Eigene Ansicht. Zieht man alle bis jetzt über die Entwicklung des Vogelbeckens bekannt gewordenen Tatsachen in

---

nimmt" und verweist zum Belege hierfür auf Fig. 236 *a, b* des Handbuches, die der Abhandlung BUNGES entnommen ist und zwei Stadien der Beckenentwicklung von Lacerta vivipara darstellt. Dazu ist nun zu bemerken, daß seine Interpretation der verschiedenen Lage des Nervus obturatorius in den BUNGEschen Figuren mit der entsprechenden Erklärung dieser Tatsache durch BUNGE selbst in Widerspruch steht, insofern letzterer auf p. 30 seiner „Untersuchungen" ausdrücklich bemerkt: „Auffallend könnte erscheinen, daß der Nervus obturatorius hier frei am proximalen (lateralen) Rande des Pubis liegt und nicht von der Masse des Pubis eingeschlossen ist; das rührt jedoch daher, daß die den Nerven von vorn und außen umschließende Knorpelspange in den ventral gelegenen Schnitten derselben Serie enthalten ist."

Betracht, so gelangt man bezüglich der Homologiebeziehungen zwischen Vogel- und Reptilienbecken zu den gleichen Ansichten, die bereits Mehnert vertrat.

Da bei Carinaten der Processus pectinealis vom Ilium aus entsteht und das vordere untere Vogelbeckenelement embryonal eine zum Ilium annähernd vertikale Lage einnimmt, so kann nur es als wahres Homologon des Reptilienpubis angesehen werden, um so mehr als der Processus pectinealis auf den ersten Entwicklungsstadien überhaupt noch fehlt. Dieser Processus ist bei Carinaten seiner Entstehung nach ein Auswuchs des Ilium, kann somit in keiner genetischen Beziehung mit dem zweistrahligen Pubis der Praedentaten stehen, muß vielmehr als ein Muskelfortsatz des Ilium aufgefaßt werden.

Bei Ratiten[1]), bei denen nach Baur und Parker der Processus pectinealis zur einen Hälfte vom Ilium, zur anderen vom Pubis aus gebildet wird, liegt kein ernstlicher Grund vor, die untere zum Pubis gehörende Partie dieses Fortsatzes als ein Rudiment des Vorderastes des Praedentatenpubis aufzufassen, da ja bei allen bis jetzt untersuchten Ratiten das vordere untere Beckenelement bei seinem ersten Auftreten eine zum Ilium vertikale Lage besitzt und somit entschieden dem Embryonalpubis der Carinaten sowie demjenigen der rezenten Reptilien entspricht. Da ich mit Marsh der Ansicht bin (siehe Anhang), daß bei den Praedentaten gerade der vordere Pubisast dem wahren Reptilpubis homolog zu setzen ist, und ferner, wie gezeigt das vordere untere Element des Ratitenbeckens infolge seiner embryonalen Lage ebenfalls als Pubis aufzufassen ist, so kann die untere Hälfte des Processus pectinealis der Ratiten nichts anderes als eine Neuerwerbung des Ratitenpubis darstellen.

In der Ansicht, daß der Processus pectinealis eine Neuerwerbung des Vogelbeckens darstellt, bestärken mich weiterhin die paläontologischen Tatsachen, die seinerzeit auch Mehnert hervorhob. Die mit den jetzt lebenden Vogelarten nahe verwandten fossilen Arten besaßen nämlich entweder einen kleineren oder nicht größeren Processus pectinealis als die rezenten Vögel.

Aus den angeführten Gründen unterscheide ich mit den älteren Autoren am Vogelbecken nur ein Ilium, Ischium und Pubis. Den Processus pectinealis dagegen, mag sich an seiner Bildung auch das Pubis beteiligt haben, betrachte ich einfach

1) Casuarius und Apteryx.

als einen am bereits typischen Vogelbecken entstandenen Muskelfortsatz.

Eine direkte Verwandtschaft der Vögel mit den Praedentaten ist daher ausgeschlossen. Was nun ihre Verwandtschaft mit den Saurischia betrifft, so kann auf Grund meiner Studien nichts Bestimmtes darüber ausgesagt werden, wenn es auch feststeht, daß die ersten Entwicklungsstadien des Vogelbeckens dem Sauropodenbecken in hohem Grade ähneln. Inwieweit letzterer Umstand für die direkte Ableitung der Vögel von den primitiven Dinosauriern spricht, wage ich nicht zu entscheiden. Es sei nur darauf hingewiesen, daß diese Ähnlichkeit die Folge einer Abstammung der Vögel und Dinosaurier von gleichen Sauropsidenahnen sein könnte.

Anhang.

Über die Homologiebeziehungen des zweistrahligen Praedentatenpubis und des einfachen Pubis der übrigen Dinosaurier und anderer Reptilien.

Weit entfernt, die folgenden Darlegungen für etwas anderes als für eine bloße Anregung eines Laien auf dem Gebiete der Paläontologie zu betrachten, gestatte ich mir ein Paar Worte über diese viel umstrittene Frage zu sagen.

Da zurzeit die Homologiebeziehungen zwischen dem Krokodilbecken und den Becken der übrigen Reptilien noch bei weitem nicht aufgeklärt sind, die Ophidier und Chelonier für die Frage der Abstammung der Dinosaurier aus leicht ersichtlichen Gründen wegfallen, kommen für den Vergleich des Dinosaurierpubis mit demjenigen anderer Reptilien unter den rezenten Reptilien nur die Rhynchocephalen und Lacertilier in Betracht.

Wie bei Sphenodon und den Lacertiliern, ist im Pubis der Dinosaurier oft ein Foramen obturatorium vorhanden, welches Verhalten wir für das Schambein der Reptilien als typisch ansehen müssen. In allen drei Unterordnungen der Dinosaurier sind jedoch Arten bekannt, bei welchen das Foramen obturatorium entweder nur unvollständig ist oder auch ganz fehlt. So weist z. B. unter den Theropoden der Ceratosaurus ein großes Foramen obturatorium auf, während seine nahen Verwandten Coelurus und Allosaurus nur Reste davon besitzen, unter den Sauropoden besitzt Apatosaurus (Brontosaurus) ein umschlossenes, Morosaurus

ein offenes Foramen obturatorium. Auch bei den Praedentata (Orthopoda) treffen wir ähnliche Verhältnisse an, wenn dieselben auch komplizierter erscheinen. Im zweistrahligen Pubis kann das Foramen obturatorium entweder gut ausgebildet (Dryosaurus, Laosaurus, Camptosaurus) oder nur teilweise durch die Knochensubstanz umschlossen sein (Claosaurus, Stegosaurus) oder endlich ganz fehlen (Iguanodon).

Das Vorhandensein eines Foramen obturatorium vermag jedoch nichts zur Lösung der Frage, welcher der beiden Pubisäste der Praedentaten das eigentliche ursprüngliche Pubis ist, beizutragen, und zwar aus dem Grunde, weil seine Lage äußerst variabel ist. Bei den Sauropoden liegt das Foramen obturatorium, wenn vorhanden, ungefähr in der Mitte der Breite der proximalen Partie des Pubis. Aber schon bei den Theropoden kann das Foramen obturatorium nicht in der Mitte der Breite, sondern ganz nahe dem kaudalen Rande des Pubis liegen (Ceratosaurus), während bei den Praedentaten dies, falls ein Foramen überhaupt vorhanden, regelmäßig der Fall ist, so daß das Foramen obturatorium mehr oder weniger genau auf die Grenze zwischen den beiden Pubisästen zu liegen kommt, z. B. bei Laosaurus, bei dem dies besonders auffällt, während bei Dryosaurus und in noch höherem Maaße bei Camptosaurus das Foramen obturatorium etwas weiter kaudalwärts gelegen ist. Bei den zwei letztgenannten Gattungen erscheint das Foramen eher als zum hinteren Pubisaste gehörend.

Da also die Lage des Formen obturatorium bei der Lösung der umstrittenen Frage nicht als ein Kriterium dienen kann, so müssen wir andere Merkmale suchen, die zur Feststellung der Homologien sicherere Anhaltspunkte bieten.

Es wurde von Bunge, Mehnert und von mir festgestellt, daß das Pubis und das Ischium der Vögel in den frühesten Knorpelstadien fast senkrecht zur Längsachse des Ilium stehen und somit eine Stellung einehmen, die sich der Stellung des Pnbis und des Ischium bei den primitiveren Reptilien nähert; auf späteren Stadien verlassen die beiden Knorpel diese Stellung und stellen sich mit ihren Längsachsen derart zur Längsachse des Ilium ein, „daß der distalwärts offene Winkel, den die genannten Achsen bilden, allmählich immer kleiner wird, bis schließlich Pubis, Ischium und Ilium einander nahezu parallel liegen, wie man dieses bei ausgewachsenen Vögeln vorfindet" (Mehnert).

Wäre nun von den beiden Pubisästen der Praedentaten der hintere dem Pubis der Vögel und der rezenten Reptilien homolog, so sollte man unter den zahlreichen Dinosaurierresten auch noch solche finden können, bei welchen der hintere Pubisast noch nicht die gewohnte, dem Ischium fast parallele Lage erreicht hätte, sondern noch einen mehr oder weniger großen Winkel mit diesem Beckenteile bildete, wie etwa bei Archaeopteryx und Apteryx, was als eine Reminiszenz an die festgestellte ursprüngliche präacetabulare Lage des Pubis bei den primitiveren Reptilien zu deuten sein würde. Das ist nun aber nicht der Fall. Mag der hintere Ast des Pubis noch so schwach, wie z. B. bei Claosaurus oder noch ausgeprägter bei Triceratops, oder andererseits stark (Iguanodon) bis sehr stark (Laosaurus, Dryosaurus, Camptosaurus, Stegosaurus) ausgebildet sein, immer verläuft er dem Ischium vollständig parallel. Hieraus ziehe ich den Schluß, daß bei der Entstehung sowie in der phylogenetischen Entwicklung des hinteren Pubisastes die bei den bis zurzeit bekannten Dinosaurierskeletten festgestellte Richtung dieses Beckenteiles von Anfang an eingeschlagen wurde, und daß somit dem hinteren Aste der Name Postpubis (Marsh) mit Recht zukommt, während der vordere Pubisast das wahre Pubis repräsentiert.

Anschließend an die theoretischen Ausführungen im embryologischen Teile sollen im folgenden die wichtigsten Ansichten über die Homologien des Dinosaurier- und Vogelbeckens an Hand schematischer Stufenreihen erläutert werden (Textfig. 137). Es sei hier ausdrücklich hervorgehoben, daß diese Stufenreihen nicht etwa als Ahnenreihen aufzufassen sind.

Fig. 1, 5, 6, 7 und 8 illustrieren die Entwicklung des Vogelbeckens aus einem primitiven Reptilienbecken, wie sie sich aus der Ansicht Meckels, Cuviers, Owens, Huxleys, Gegenbaurs, Bunges und Mehnerts, der auch ich mich angeschlossen habe, ergibt. Dieser Auffassung nach wäre das lange vordere untere Beckenelement der Vögel das wahre Pubis, der Processus pectinealis dagegen, gleichgültig ob er vom Ilium (Carinaten) oder zum Teil auch vom Pubis (Ratitae) aus gebildet wird, nur eine sekundäre Bildung. Fig. 1 stellt das primitive Reptilienbecken, wie es etwa unter den rezenten Reptilien bei Sphenodon und den Lacertiliern, unter den fossilen bei den Theropoden und Sauropoden zu beobachten ist, dar. Von den beiden ventralen Beckenelementen repräsentiert das kreuzweise schraffierte (in allen Figuren) das Pubis, das einfach schraffierte (überall) das Ischium.

Die Form und Größe des Ilium (überall schwarz gehalten) sind für die zu erläuternde Homologiebeziehungen nicht von Belang. Wenn ich dennoch eine relativ breite Form (wie etwa bei den Sauropoden) einer schmäleren (wie etwa bei den Lacertiliern) vorgezogen habe, so geschah es, weil es mir wahrscheinlich erscheint, daß die unmittelbaren Vorfahren der Vögel bereits breitere und größere Darmbeine als die anderen, ihnen nahe verwandten, Reptilien besaßen. Überdies eignet sich diese plattenförmige Gestalt des Ilium auch als Ausgangsstufe für die Ableitung des Ornithopodenbecken vom Becken der primitiveren Dinosaurier.

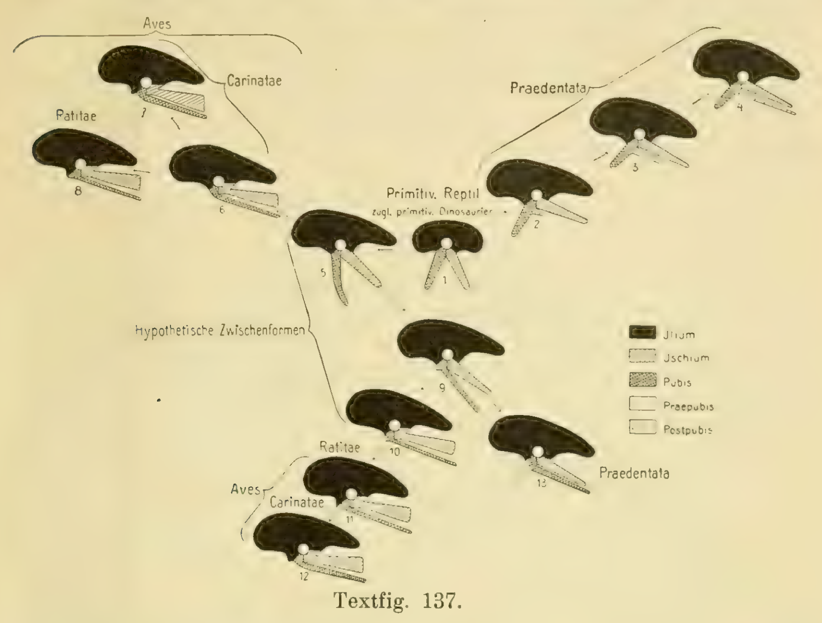
In Fig. 5 sehen wir das Pubis bereits etwas kaudalwärts gerichtet. Der vom Ischium und dem postacetabularen Ilium eingeschlossene Winkel hat ebenfalls abgenommen. Diese hypothetische Zwischenform findet ihre Parallele in der Ontogenie des Vogelbeckens sowie in dem adulten Verhalten mancher Gattungen (Apteryx, Archaeopteryx).

Fig. 6 repräsentiert das adulte Carinatenbecken. Pubis, Ischium und postacetabulares Ilium liegen einander beinahe parallel. In Fig. 7 ist die letzte Stufe in der Phylogenie des Carinatenbeckens dargestellt, insofern hier ein vom Ilium aus entstandener Processus pectinealis aufgetreten ist, während wir in Fig. 8 die Endstufe in der Entwicklung des Ratitenbeckens, mit einem zur einen Hälfte vom Ilium, zur anderen vom Pubis aus gebildeten Processus pectinealis, vor uns haben.

Die gleiche Ausgangsstufe, Fig. 1, benutzen wir zur Ableitung des Praedentatenbeckens an Hand der Anschauungen von Hulke und Marsh, welchen ich auch beipflichte und denen zufolge am Praedentatenbecken ein Pubis und Postpubis (überall punktiert) zu unterscheiden sind. In dieser Reihe (Fig. 1, 2, 3 und 4) behält das Pubis seine Lage und Größe bei, während das Postpubis mit einem Fortsatze beginnend (Fig. 2), dem Ischium parallel laufend, kaudalwärts auswächst (Fig. 3), bis es in Fig. 4 seine definitive Größe erreicht hat.

Eine dritte Reihe (Fig. 1, 5, 9, 10, 11, 12 und 13) illustriert die Stufenfolge der Beckenentwicklung der Praedentaten und Vögel, im Anschluß an die Anschauungen von v. Huene, welche die Existenz eines Präpubis (überall weiß gehalten) postulieren. Nach dieser Ansicht erfährt das Pubis eine kaudalwärts gerichtete Rotation und bildet dabei in seiner acetabularen Partie einen Fortsatz (Fig. 9) aus, welcher in der Praedentatenreihe zum starken Präpubis (Fig 13) wird, während er in der Vogelreihe

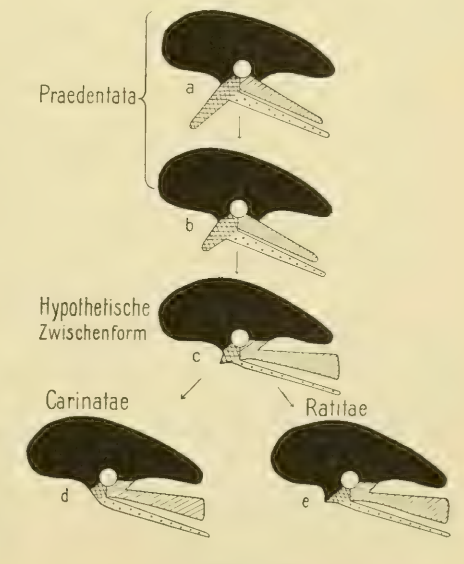
(Fig. 10 als hypothetische Zwischenform), bei den Ratiten (Fig. 11) nur durch die ventrale Partie des Processus pectinealis repräsentiert



Textfig. 137.

wird, bei den Carinaten dagegen bereits vollständig verschwunden ist und in vielen Fällen durch einen analogen Iliumfortsatz (Spina iliaca) ersetzt wurde (Fig. 12).

Der Vollständigkeit halber sei hier auch die veraltete Ansicht von Hulke, Marsh, Baur, Dames und Johnson durch eine selbständige schematische Reihe (Textfig. 138) erläutert. Als Ausgangsstufe haben diese Autoren das Praedentatenbecken (Fig. 138*a*) genommen und vom Pubis und Postpubis dieses Beckens durch allmähliche Reduktion des Pubis (Fig. 138*b*) den Processus pectinealis des Vogelbeckens



Textfig. 138.

(Fig. 138*c*) hervorgehen lassen. Bei den Ratiten (Fig. 138*e*) wäre danach die obere Hälfte des Processus pectinealis als eine Neubildung des Ilium zu betrachten. Hay nimmt an, daß bei Carinaten, denen ein Processus pectinealis überhaupt fehlt (Fig. 138*d*), dennoch ein Pubisrest vorhanden ist, und zwar in derjenigen Partie der Acetabularumgrenzung, welche sich zwischen Ilium und Ischium einschiebt.

Literaturverzeichnis.

1825. Meckel, J., System der vergleichenden Anatomie.
1827. d'Alton, Skelette der straußenartigen Vögel. Bonn.
1835. Cuvier, G., Leçons d'anatomie comparée, publiées par Duméril, T. I.
1861. Eyton, Osteologia avium or a sketch of the Osteology of birds. London.
1864. Parker, W. K., On the Osteology of the Gallinaceous Birds and Tinamus. Trans. Zool. Soc. London, Vol. V.
1871. Gegenbaur, C., Beiträge zur Kenntnis des Beckens der Vögel Jen. Zeitschr. f. Med. und Naturwissenschaften, Bd. VI.
1871. Milne-Edwards, M. A., Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir a l'histoire des oiseaux fossiles de la France. Paris 1867—1871.
1872. Garrod, A. H. und Darwin, Frank, Notes on an Ostrich lately living in the Societys Collection. Proc. Zool. Soc. London.
1874. Mivart, On the axial skeleton of the Ostrich (Struthio camelus). Trans. Zool. Soc. London, Vol. VIII.
1876. Gegenbaur, C., Über den Ausschluß des Schambeins von der Pfanne des Hüftgelenkes. Morphol. Jahrb, Bd. II.
1878. Marsh, O. C., Principal Characters of American Jurassic Dinosaurs. Part. I. The Amer. Journ. of Sc. and Arts. Third series, Vol. XVI.
1879. Ders., Principal Characters of American Jurassic Dinosaurs. Part. II. The Americ. Journal of Sc. and Arts. Third series, Vol. XVII.
1880. Bunge, A., Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte des Beckengürtels der Amphibien, Reptilien u. Vögel. Diss., Dorpat.
1883. Dollo, M., Troisième note sur les Dinosauriens de Bernissart. Bull. du Musée R. d'Hist. Nat. de Belgique, T. II.
1883. Johnson, Alice, On the Development of the Pelvic Girdle and Skeleton of the Hind Limb in the Chick. Quarterly Journal of Microscopical Science, Vol. XXIII, new Series. Auch erschienen 1886 in Studies Morphological Laboratory University of Cambridge, Vol. II.
1884. Dames, W., Über Archaeopteryx. Paläontologische Abhandl. v. W. Dames und E. Kayser, Bd. II.
1885. Baur, G., Bemerkungen über das Becken der Vögel und Dinosaurier. Morphol. Jahrb., Bd. X.
1885. Ders., Dinosaurier und Vögel. Eine Erwiderung an Herrn Prof. W. Dames in Berlin. Morphol. Jahrb., Bd. X.
1885. Dames, W., Entgegnung an Herrn Dr. Baur. Morphol. Jahrb., Bd. X.

1887. HAIJ, B., Jemförandestudieröfver Foglarnes Bäcken. Acta Universitatis Lundensis. Lunds universitets års-skrift 1885-1886, T. XXII.

1888. FÜRBRINGER, M., Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Amsterdam.

1888. MEHNERT, E., Untersuchungen über die Entwicklung des Os pelvis der Vögel. Morphol. Jahrb., Bd. XIII.

1891. GADOW, H. und SELENKA, E., Vögel. I. Anatom. Teil. BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs 1869—1891, Bd. V, 4. Abt.

1892. PARKER, T. J., Observations on the Anatomy and Development of Apteryx. Philos. Trans. R. Soc. London (B), Vol. CLXXXII.

1893. GADOW, H., Vögel. II. Systematischer Teil. BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. VI, vierte Abteilung.

1896. MARSH, O. C., The Dinosaurs of North America. Sixteenth Annual Report of the United States Geolog. Survey 1894—1895.

1897. ANDREWS, C. W., Note on a nearly complete Skeleton of Aepyornis from Madagascar. The Geolog. Magaz., new Series, Decade IV, Vol. IV.

1897. DAMES, W., Über Brustbein, Schulter- und Beckengürtel der Archaeopteryx. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin, Bd. XXXVIII.

1897. MEYER, A. B., Abbildungen von Vogelskeletten 1879—97.

1900. OSBORN, H. F., Reconsideration of the Evidence for a Common Dinosaur-Avian stem in the Permian. The American Naturalist, Vol. XXXIV.

1902. BAKAY, L., (Angabe betr. Verwendung von Bismarckbraun beim Durchsichtigmachen der anatomischen Präparate.) Verh. d. Anat. Gesellsch., XVI. Vers., p. 248.

1902. MEHNERT, E., Serie von Ratitenbecken als Beleg für mechan. Umgestaltung in der Ontogenie und phylogenetischer Beziehung zum Beckengürtel der Dinosaurier. Verh. d. Anat. Ges., XVI. Vers.

1903. MÄNNICH, H., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule von Eudyptes chrysocome. Jen. Zeitschr. f. Med. und Naturwiss., Bd. XXXVII.

1903. SHUFELDT, R. W., On the Classification of certain Groups of Birds. The Amer. Naturalist, Vol. XXXVII.

1904. LUNDVALL, H., Über Demonstration embryonaler Knorpelskelette. Anatom. Anzeiger, Bd. XXV, p. 219.

1904. MARTIN, R., Die vergl. Osteologie der Columbiformes. Diss., Basel.

1905. LUNDVALL, H., Weiteres über Demonstration embryonaler Skelette. Anatom. Anzeiger, Bd. XXVII, p. 520.

1906. BRAUS, H., Die Entwicklung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskelettes. HERTWIGS Handbuch der vergl. und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Bd. III, 2. Teil.

1906. BROOM, R., On the early Development of the appendicular Skeleton of Ostrich, with Remarks on the Origin of Birds. Trans. of the South African Phil. Soc., Vol. XVI.

1906. PETER, K., Die Methoden der Rekonstruktion.

1908. HUENE, F. v., Die Dinosaurier der europäischen Triasformation. Geolog. u. paläontolog. Abhandl. v. E. KOKEN, Suppl.-Bd. I.

1908. Ders., Beiträge zur Lösung der Präpubisfrage bei Dinosauriern und anderen Reptilien. Anatom. Anzeiger, Bd. XXXIII.

1909. Sharpe, R. B., A Hand-List of the Genera and Species of Birds (Nomenclator avium tam fossilium, tam viventium), Vol. I—V. London 1899—1909.
1910. Lee, A. B. und Mayer, P., Grundzüge d. mikroskop. Technik.
1911. Brehm, A., Die Vögel. Neubearbeitung von W. Marshall, F. Hempelmann und O. zur Strassen. Leipzig und Wien.
1911. Zittel, K. A., Grundzüge der Paläontologie. Neubearbeitet von Broili, Koken und Schlosser. II. Abt.: Vertebrata.
1911. Spalteholz, W., Über das Durchsichtigmachen von menschlichen und tierischen Präparaten. Leipzig.

Erklärung der Tafeln.

Tafel XXV.

Fig. 1. Larus ridibundus. Embryo, L. d. h. Extr. $5^1/_4$ mm. Modell VI. Linke Beckenhälfte. Lateralansicht.

Fig. 2. Gallus domesticus. 7 Tage alter Embryo. Modell I. Rechte Beckenhälfte. Medialansicht.

Fig. 3. Gallus domesticus. 7 Tage 8 Stunden alter Embryo. Modell II. Linke Beckenhälfte. Lateralansicht.

Fig. 4. Gallus domesticus. 7 Tage 8 Stunden alter Embryo. Modell II. Linke Beckenhälfte. Medialansicht.

Tafel XXVI.

Fig. 5. Gallus domesticus. 8 Tage alter Embryo. Modell III. Rechte Beckenhälfte. Lateralansicht.

Fig. 6. Gallus domesticus. 8 Tage alter Embryo. Modell III. Rechte Beckenhälfte. Medialansicht.

Tafel XXVII.

Fig. 7. Larus ridibundus. Embryo, L. d. h. Extr. 4,5 mm. Modell V. Rechte Beckenhälfte. Lateralansicht.

Fig. 8. Gallus domesticus. 7 Tage alter Embryo. Modell I. Rechte Beckenhälfte. Lateralansicht.

Alle Modelle wurden bei 50facher Vergrößerung angefertigt und etwas verkleinert photographisch[1]) wiedergegeben.

Tafel XXVIII.

Fig. 9. Gallus domesticus. 7 Tage 23 Stunden alter Embryo. Längsschnitt durch die rechte Beckenhälfte.

Fig. 10. Gallus domesticus. 12 Tage 9 Stunden alter Embryo. Längsschnitt durch d. Acetabularregion. Mikrophotogr., Vergr. $\times$ 36.

Fig. 11. Larus ridibundus. Embryo, L. d. h. Extr. 5 mm. Längsschnitt durch die rechte Beckenhälfte.

Fig. 12. Larus ridibundus. Embryo, Tibiotarsus 5,5 mm. Durchsichtiges Methylgrünpräparat. Rechte Beckenhälfte. Lateralansicht.

Fig. 13. Podiceps cristatus. Embryo, Tibiotarsus 6 mm. Durchsichtiges Methylgrünpräparat. Rechte Beckenhälfte. Lateralansicht.

1) Durch das „Atelier für Photographie, Ph. u. E. Link, Zürich I.“

ordnet.

i- , nes	Psittaci- formes	Coccyges	Coracii- formes	Scansores, Piciformes	Menuri- formes, Passeriformes
	2,0 Loriculus				2,0 Oreomystes Serinus Phylloscopus Munia Hirundo Sitta Himatione
	3,0 Melopsit- tacus Agapornis Neophema		3,0 Cypselus Col us Halcyon Caprimulgus	3,0 Jynx	3,0 Cannabina Fringilla Alauda Tachy- phonus Loxia Passer Cardinalis Artamus Psittirostra Loxioides Hyphan- tornis
	4,0 Paleornis Trichoglossus Psittacula	4,0 Rhinortha	4,0 Cittura Sauro- marptis	4,0 Chryso- phlegma Chotorhea	4,0 Xanthotis Schlegelia Scissi- rostrum Leistes Lanius Cocco- thraustes Dolichonyx Lamprocorax Turdus Pseudo- rhectes Merula Sturnus Oriolus Macruropsar Enodes



Tabelle I. Untersuchte Vögel nach der mittleren Thoracalwirbellänge geordnet.

	Ratitae	Tinamiformes, Galliformes	Pteroclidiformes, Columbiformes	Ralliformes, Gruiformes	Podicipediformes, Colymbiformes, Sphenisciformes	Procellariiformes, Lariformes, Alciformes	Charadriiformes	Ardeiformes, Phoenicopteriformes	Palamedeiformes, Anseriformes	Pelecaniformes	Accipitriformes, Strigiformes	Psittaciformes	Coccyges	Coraciiformes	Scansores, Piciformes	Menuriformes, Passeriformes
5,0		5,0 Lophortyx	4,0 Ptilopus 5,0 Spilotreron Turtur Macropygia	5,0 Porzana		4,0 Procellaria Sterna 5,0 Rhynchops	4,0 Gallinago 5,0 Machetes Tringoides Belonopterus				5,0 Falco Athene Cerconeis	2,0 Loriculus 3,0 Melopsittacus Agapornis Neophema 4,0 Paleornis Trichoglossus Psittacula 5,0 Trichoglossus Pyrrhura Conuropsis Platycercus Tanygnathus Eos	4,0 Rhinortha 5,0 Cuculus Lepidogrammus	3,0 Cypselus Colius Halcyon Caprimulgus 4,0 Cittura Sauromarptis 5,0 Coracias Upupa Meropogon	3,0 Jynx 4,0 Chrysophlegma Chotorhea 5,0 Picus	2,0 Oreomystes Serinus Phylloscopus Munia Hirundo Sitta Himatione 3,0 Cannabina Fringilla Alauda Tachyphonus Loxia Passer Cardinalis Artamus Psittirostra Loxioides Hyphantornis 4,0 Xanthotis Schlegelia Scissirostrum Leistes Lanius Coccothraustes Dolichonyx Lamprocorax Turdus Pseudorheetes Merula Sturnus Oriolus Macruropsar Enodes Pastor 5,0 Streptocitta Aeluroedus
10,0	9,0 Apteryx	6,0 Perdix 7,0 Tinamus Perdix Lagopus 8,0 Lagopus Megapodius 9,0 Agelastes 10,0 Lyrurus Tetrao Penelope	6,0 Pterocles Ocyphaps Syrrhaptes 7,0 Osmotreron Didunculus Pterocles 8,0 Carpophaga Otidiphaps	6,0 Rallina Gallinula 9,0 Fulica Psophia	7,0 Podiceps 9,0 Eudyptula Podiceps	6,0 Sterna Larus 7,0 Phaethusa Uria Procellaria Alca 8,0 Uria	6,0 Scolopax 7,0 Oedicnemus 8,0 Otis Limosa Numenius		7,0 Nettium Lampronessa 8,0 Poecilonetta 10,0 Anas Erionetta	9,0 Phalacrocorax	6,0 Ibycter Asio 7,0 Accipiter Strix Syrnium 9,0 Buteo	6,0 Prioniturus Aprosmictus Eclectus Domicella 7,0 Androglossus Cacatua Lorius 9,0 Dasyptilus Stringops 10,0 Psittacus Plissolophus	6,0 Phoenicophaes Guira Eudynamis Turacus 7,0 Pyrrhocentor	7,0 Tockus 8,0 Ceratogymna	7,0 Pteroglossus Picus Rhamphastos 8,0 Rhamphastos	6,0 Pica Paradisea Eulabes Mino Uranornis Chasmorhynchus Pyrrhocorax Gymnorhina 10,0 Menura
15,0	12,0 Apteryx 14,0 Apteryx	11,0 Lyrurus Crossoptilum 12,0 Gennaeus 13,0 Crossoptilum 14,0 Crax	12,0 Goura	11,0 Notornis 14,0 Balearica 15,0 Cariama	12,0 Spheniscus 13,0 Colymbus 15,0 Colymbus	11,0 Larus		13,0 Ibis Ajaja 14,0 Platalea	11,0 Merganser Anas 12,0 Polionetta Tachyeres Chauna 13,0 Anser 14,0 Leucoblepharon Anser 15,0 Cygnus	12,0 Plotus 15,0 Phalacrocorax	11,0 Bubo Spizaetus 12,0 Nyctea 13,0 Bubo			13,0 Anthracoceros		11,0 Corvus
20,0		16,0 Tetrao				18,0 Diomedea 20,0 Diomedea		16,0 Ciconia Ardea 17,0 Tantalus Ciconia Pseudotantalus 18,0 Ardea	16,0 Cereopsis	16,0 Sula	16,0 Aquila 17,0 Gypaetus 19,0 Haliaetus					
25,0	24,0 Casuarius							21,0 Phoenicopterus	22,0 Cygnus							
30,0										30,0 Pelecanus						
35,0	33,0 Casuarius															
40,0	37,0 Dromaeus 38,0 Rhea															
50,0	19,0 Struthio															



gedrückt.

	…i- …nes	Psittaciformes	Coccyges	Coraciiformes	Scansores, Piciformes	Menuriformes, Passeriformes
20	18 (					
30						
40	38]					
50		46 Psittacula Tanygnathus 50 Loriculus Melopsittacus Dasyptilus		45 Halcyon 47 Cittura 50 Sauromarptis Cypselus	46 Jynx	43 Hirundo 45 Psittirostra 50 Coccothraustes Tachyphonus Serinus Cannabina Alauda



Tabelle II. Breite des Foramen ischiadicum in Prozenten seiner Länge ausgedrückt.

	Ratitae	Tinamiformes, Galliformes	Pteroclidiformes, Columbiformes	Ralliformes, Gruiformes	Podicipediformes, Colymbiformes, Sphenisciformes	Procellariiformes, Lariformes, Alciformes	Charadriiformes	Ardeiformes, Phoenicopteriformes	Palamedeiformes, Anseriformes	Pelecaniformes	Accipitriformes, Strigiformes	Psittaciformes	Coccyges	Coraciiformes	Scansores, Piciformes	Menuriformes, Passeriformes
20	18 Casuarius															
30									22 Leucoblepharon 23 Cygnus 24 Cygnus 26 Anser 30 Anser	23 Pelecanus						
40	38 Rhea	36 Tetrao	35 Goura Osmotreron		39 Podiceps	33 Sterna 35 Rhynchops 37 Diomedea 39 Phaethusa	39 Machetes		35 Cygnus Tachyeres Erionetta 37 Merganser 38 Anas 39 Lampronessa Polionetta 40 Cereopsis	35 Phalacrocorax 36 Phalacrocorax						
50		44 Agelastes 48 Lagopus	44 Ptilopus Ocyphaps 45 Pterocles 50 Spilotreron Macropygia		46 Colymbus	42 Sterna 45 Alca 46 Diomedea 50 Larus Alca Uria	41 Numenius 44 Tringoides	48 Ciconia 50 Ajaja Tantalus Ardea	41 Poecilonetta 42 Nettium Anas	42 Plotus Sula		46 Psittacula Tanygnathus 50 Loriculus Melopsittacus Dasyptilus		45 Halcyon 47 Cittura 50 Sauromarptis Cypselus	46 Jynx	43 Hirundo 45 Psittirostra 50 Coccothraustes Tachyphonus Serinus Cannabina Alauda
60		52 Penelope 53 Lophortyx Lyrurus 58 Tetrao 59 Megapodius 60 Crossoptilum	54 Turtur 56 Carpophaga 58 Otidiphaps 59 Didunculus Syrrhaptes	51 Cariama 54 Balearica 58 Rallina 60 Cariama	52 Podiceps Eudyptula 55 Eudyptula 58 Spheniscus	53 Larus 55 Uria Procellaria	52 Belonopterus Limosa 53 Scolopax 58 Oedicnemus	53 Platalea 54 Ciconia 56 Ardea 58 Pseudotantalus 59 Ibis	54 Chauna		56 Cerchneis 58 Bubo 59 Nyctea 60 Ibycter	52 Eclectus 53 Palaeornis Neophema 54 Pyrrhura 55 Lorius 56 Eos 58 Trichoglossus Plissolophus 59 Androglossus 60 Trichoglossus	58 Cuculus 60 Eudynamis	52 Upupa 54 Coracias 57 Colius Ceratogymna Tockus Caprimulgus 59 Meropogon Rhytidoceros	52 Rhamphastos 53 Chrysophlegma Picus 54 Rhamphastos 55 Rhamphastos 57 Chotorhea 60 Pteroglossus Picus	54 Scissirostrum 55 Schlegelia Macruropsar Leistes Oriolus Lanius Phylloscopus 56 Eulabes Streptocitta Mino Pastor Passer Hyphantornis 57 Enodes Munia 58 Sitta Lamprocorax 59 Uranornis 60 Artamus Xanthotis Loxia Loxioides
70		63 Perdix Lagopus 65 Crax 68 Crossoptilum		61 Psophia 67 Fulica	67 Colymbus	64 Procellaria	62 Otis 67 Gallinago 69 Oedicnemus	62 Phoenicopterus			62 Aquila 63 Buteo 67 Bubo 69 Cerchneis Accipiter	61 Domicella Cacatua 62 Stringops 63 Agapornis Psittacus 64 Platycercus Trichoglossus 67 Aprosmictus	67 Phoenicophaes Guira Rhinortha	65 Dichoceros		61 Gymnorhina Aeluroedus 62 Fringilla 63 Oreomystes Cardinali- Chasmorhynchus 64 Turdus Sturnus 69 Paradisea
80		71 Perdix 73 Gennaeus		76 Notornis Porzana							72 Strix 74 Haliaetus 75 Athene Asio 80 Falco		79 Lepidogrammus 80 Pyrrhocentor	74 Anthracoceros		71 Pica Dolichonyx 72 Pyrrhocorax 73 Pica Merula 75 Himatione 77 Paradisea 78 Pseudorhectes
90											82 Spizaetus 83 Gypaetus					82 Corvus
120												85 Conuropsis				
													111 Turacus			



	…i- …s, …nes	Psittaciformes	Coccyges	Coraciiformes	Scansores, Piciformes	Menuriformes, Passeriformes
20			23 Turacus	29 Coracias		
30		37 Conuropsis Platycercus Stringops 39 Androglossus	38 Guira 40 Lepidogrammus	33 Anthracoceros 35 Sauromarptis 36 Colius Rhytidoceros 38 Dichoceros 39 Meropogon	31 Chotorhea Pteroglossus 34 Picus Rhamphastos 35 Rhamphastos 38 Chrysophlegma Picus	33 Serinus Chasmorhynchus 35 Dolichonyx 37 Pica 38 Pica Corvus Turdus Pyrrhocorax Macruropsar 39 Sturnus Paradisea 40 Cardinalis Pseudorhectes Scissirostrum
40	…s	41 Psittacus Cacatua 42 Plissolophus 43 Lorius		42 Ceratogymna		41 Oriolus 42 Phylloscopus Enodes Merula Leistes Fringilla Oreomystes Alauda 43 Eulabes



Tabelle III. **Länge des Foramen ischiadicum in Prozenten der Länge des postacetabularen Ilium ausgedrückt.**

	Ratitae	Tinamiformes, Galliformes	Pteroclidiformes, Columbiformes	Ralliformes, Gruiformes	Podicipediformes, Colymbiformes, Sphenisciformes	Procellariiformes, Lariformes, Alciformes	Charadriiformes	Ardeiformes, Phoenicopteriformes	Palamedeiformes, Anseriformes	Pelecaniformes	Accipitriformes, Strigiformes	Psittaciformes	Coccyges	Coraciiformes	Scansores, Piciformes	Menuriformes, Passeriformes
20			20 Notornis	19 Colymbus												
30		23 Tetrao 24 Lyrurus 30 Megapodius Gennaeus	26 Goura 30 Carpophaga	26 Fulica 28 Psophia 29 Porzana	22 Podiceps Colymbus 28 Podiceps Spheniscus		24 Otis 28 Oedicnemus 29 Gallinago	28 Phoenicopterus					23 Turacus	29 Coracias		
40		31 Lagopus 32 Crax 36 Tetrao 38 Crossoptilum 39 Tetrao Penelope 40 Perdix	31 Didunculus 32 Ptilopus 37 Macropygia 38 Turtur Otidiphaps 39 Spilotreron 40 Osmotreron	33 Cariama 34 Balearica 35 Cariama	34 Eudyptula 36 Eudyptula	33 Uria 35 Sterna 36 Rhynchops Phaethusa Larus 37 Uria 38 Larus 39 Diomedea 40 Alca	36 Machetes Scolopax 40 Tringoides	31 Platalea 33 Ibis Ajaja 35 Ciconia 37 Ciconia Pseudotantalus Ardea 38 Tantalus 39 Ardea	33 Cygnus 35 Polionetta Lampronessa 38 Merganser 39 Anas Coreopsis 40 Anas	37 Phalacrocorax	32 Gypaetus 37 Falco 38 Athene Aquila	37 Conuropsis Platycercus Stringops 39 Androglossus	38 Guira 40 Lepidogrammus	33 Anthracoceros 35 Sauromarptis 36 Colius Rhytidoceros 38 Dichoceros 39 Meropogon	31 Chotorhea Pteroglossus 34 Picus Rhamphastos 35 Rhamphastos 38 Chrysophlegma Picus	33 Serinus Chasmorhynchus 35 Dolichonyx 37 Pica 38 Pica Corvus Turdus Pyrrhocorax Macruropsar 39 Sturnus Paradisea 40 Cardinalis Pseudorhoctes Scissirostrum
50		42 Perdix 43 Lophortyx Agelastes 44 Crossoptilum 46 Lagopus	41 Syrrhaptes Ocyphaps Pterocles			41 Alca 42 Diomedea Sterna 48 Procellaria 49 Procellaria	42 Limosa 44 Belonopterus 46 Numenius		41 Poecilonetta 42 Nettium 43 Cygnus 44 Erionetta 45 Chauna 47 Tachyeres Cygnus 49 Anser	47 Phalacrocorax 48 Plotus 50 Pelecanus	42 Strix 43 Cerchneis 45 Spizaetus 46 Haliaetus 48 Bubo 50 Asio Accipiter	41 Psittacus Cacatua 42 Plissolophus 43 Lorius 44 Trichoglossus Pyrrhura Aprosmictus Dasyptilus 47 Eos Domicella Eclectus Tanygnathus 48 Trichoglossus 50 Palaeornis Melopsittacus Prioniturus Agapornis	44 Eudynamis Pyrrhocentor 45 Rhinortha Phoenicophaes 50 Cuculus	42 Ceratogymna 44 Upupa Halcyon 45 Cypselus 48 Cypselus 49 Tockus	48 Jynx	41 Oriolus 42 Phylloscopus Enodes Merula Leistes Fringilla Oreomystes Alauda 43 Eulabes Aeluroedus Paradisea Himatione 44 Uranornis Pastor Munia Streptocitta Schlegelia 45 Gymnorhina Xanthotis 46 Lamprocorax Mino Tachyphonus 47 Passer 47 Sitta 48 Lanius Artamus 50 Hyphantornis Cannabina Loxioides Psittirostra Hirundo
60	56 Rhea								53 Anser 54 Cygnus 55 Leucoblepharon		55 Buteo Nyctea 59 Cerchneis	52 Psittacula 53 Neophema 57 Loriculus 58 Trichoglossus				52 Coccothraustes 56 Loxia
70										61 Sula	63 Ibycter					
80	73 Casuarius															
Incisura	Struthio Casuarius Apteryx Dromaeus	Tinamus														



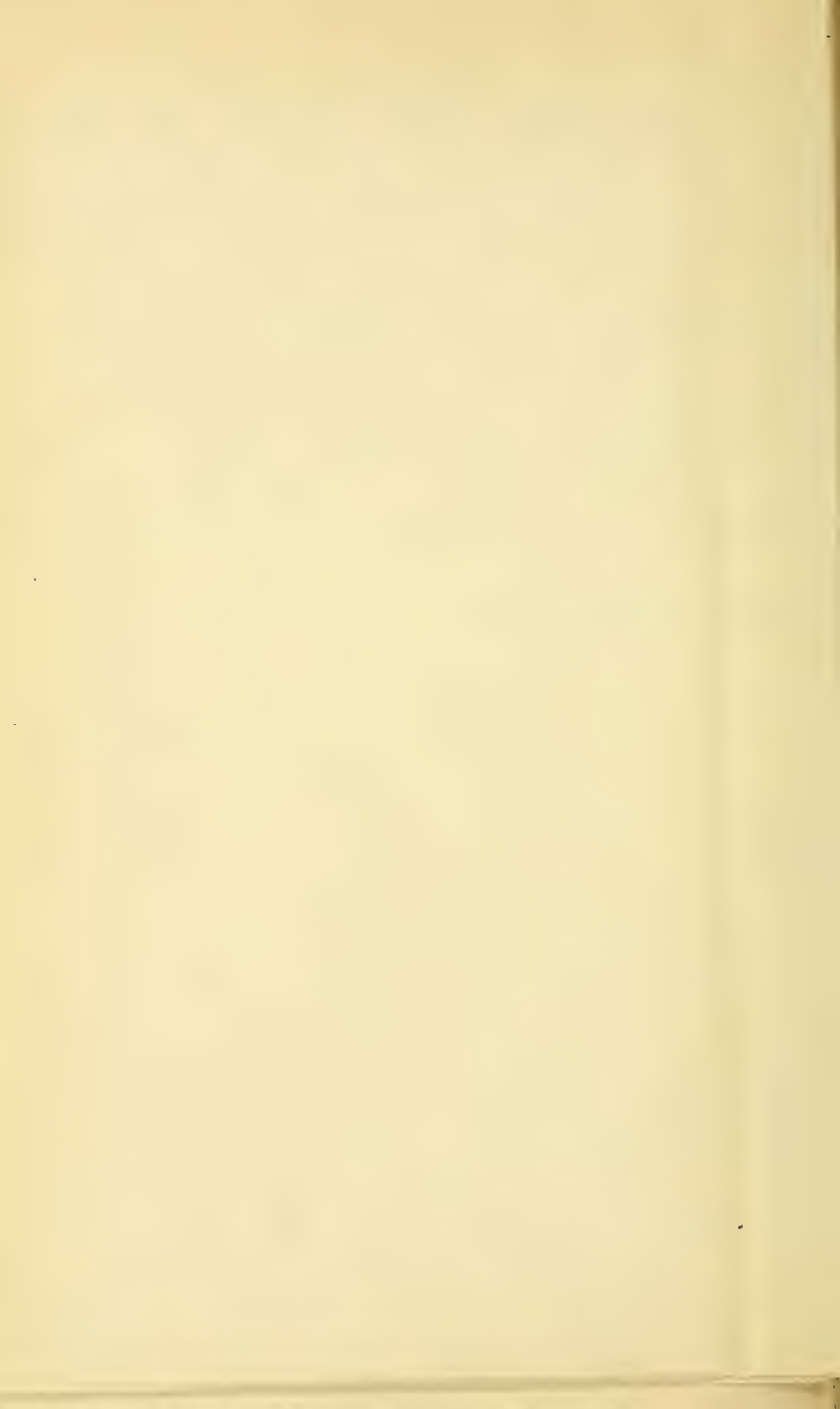
heit genommen.

	ri-], nes	Psittaci- formes	Coccyges	Coracii- formes	Scansores, Piciformes	Menuri- formes, Passeriformes
				2,2 Meropogon		
3,0			3,0 Guira	3,0 Upupa		3,0 Menura
			3,1 Pyrrhocentor	3,1 Anthracoceros		
				3,2 Tockus		
			3,4 Rhinortha			
			3,5 Turacus			3,5 Phylloscopus
			3,5 Cuculus			
			3,6 Eudynamis Phoenicophaes			3,6 Dolichonyx
	3,7	3,7 Psittacus				3,7 Cannabina
			3,8 Lepido- grammus	3,8 Caprimulgus		3,8 Mino Hyphantornis
				3,3 Cittura		3,3 Serinus
4,0	4,0	4,0 Plissolophus				
		4,1 Platycercus		4,1 Halcyon		4,1 Gymnorhina Uranornis
		4,2 Aprosmictus Trichoglossus		4,2 Coracias		4,2 Passer Sturnus Pastor Munia Himatione
		4,3 Trichoglossus Conuropsis		4,3 Sauromarptis		4,3 Corvus Cocco- thraustes Fringilla
		4,4 Dasyptilus				4,4 Schlegelia Loxia Lanius Turdus Hirundo Lamprocorax Artamus
		4,5 Androglossus Pyrrhura				4,5 Cardinalis Enodes



Tabelle IV. Länge des Ischium, die mittlere Länge eines Thoracalwirbels als Einheit genommen.

	Ratitae	Tinami-formes, Galliformes	Pteroclidi-formes, Columbi-formes	Ralliformes, Cruiformes	Podicipedi-formes, Colymbi-formes, Sphenisci-formes	Procellarii-formes, Lariformes, Alciformes	Charadrii-formes	Ardeiformes, Phoenico-pteriformes	Palamedei-formes, Anseriformes	Pelecani-formes	Accipitri-formes, Strigiformes	Psittaci-formes	Coccyges	Coracii-formes	Scansores, Piciformes	Menuri-formes, Passeriformes
3,0							2,6 Tringoides	2,0 Ardea 2,4 Ardea 2,7 Pseudo-tantalus 3,0 Tantalus			2,4 Accipiter		3,0 Guira	2,2 Meropogon 3,0 Upupa		3,0 Menura
4,0	3,7 Apteryx 4,0 Apteryx	3,4 Lagopus	3,7 Syrrhaptes 3,8 Osmotreron Macropygia	3,1 Porzana 3,5 Rallina 3,7 Balearica	3,6 Eudyptula			3,1 Phoeni-copterus 3,5 Ciconia 3,6 Ibis 3,7 Ciconia 3,8 Platalea 3,9 Ajaja		3,9 Plotus 4,0 Pelecanus	3,1 Cerchneis Spizaetus Haliaetus Asio Strix 3,2 Aquila Buteo 3,3 Cerchneis 3,4 Gypaetus 3,5 Nyctea 3,6 Athene Syrnium 3,9 Ibycter 4,0 Bubo	3,7 Psittacus 4,0 Plissolophus	3,1 Pyrrhocentor 3,4 Rhinortha 3,5 Turacus 3,5 Cuculus 3,6 Eudynamis Phoenicophaes 3,8 Lepido-grammus	3,1 Anthracoceros 3,2 Tockus 3,8 Caprimulgus 3,3 Cittura		3,5 Phylloscopus 3,6 Dolichonyx 3,7 Cannabina 3,8 Mino Hyphantornis 3,3 Serinus
5,0	4,6 Apteryx	4,1 Penelope Lagopus Lyrurus 4,2 Perdix 4,3 Lyrurus Tetrao 4,4 Crossoptilum 4,5 Megapodius 4,6 Tetrao Crossoptilum 4,8 Gennaeus Lophortyx 4,9 Agelastes Tinamus	4,1 Pteroclis 4,2 Turtur 4,5 Didunculus 5,0 Ocyphaps Goura	4,2 Psophia 4,3 Cariama Fulica 4,5 Notornis 4,6 Cariama	4,3 Spheniscus	5,0 Alca Uria Procellaria	4,4 Gallinago 4,6 Otis Limosa 4,7 Oedicnemus 4,8 Oedicnemus 5,0 Scolopax		4,4 Anas 4,5 Polionetta Nettium 4,6 Anas 4,8 Poecilonetta	4,7 Sula 4,8 Phalacrocorax	4,1 Falco	4,1 Platycercus 4,2 Aprosmictus Trichoglossus 4,3 Trichoglossus Conuropsis 4,4 Dasyptilus 4,5 Androglossus Pyrrhura 4,6 Prioniturus Lorius Melopsittacus 4,7 Cacatua Palaeornis 4,8 Eos Loriculus Trichoglossus Domicella 5,0 Neophema		4,1 Halcyon 4,2 Coracias 4,3 Sauromarptis 4,8 Cypselus	4,6 Rhamphastos 4,8 Jynx 4,9 Rhamphastos Pteroglossus Picus	4,1 Gymnorhina Uranornis 4,2 Passer Sturnus Pastor Munia Himatione 4,3 Corvus Cocco-thraustes Fringilla 4,4 Schlegelia Loxia Lanius Turdus Hirundo Lamprocorax Artamus 4,5 Cardinalis Enodes Tachyphonus Merula 4,6 Aeluroedus Leistes Scissirostrum Pica 4,7 Psittirostra Loxioides 4,8 Pyrrhocorax Macruropsar 4,9 Streptocitta Pseudorhectes 5,0 Alauda
6,0	5,8 Casuarius 6,0 Dromaeus	5,3 Crax				5,1 Uria 5,3 Sterna 5,4 Alca 5,5 Sterna 5,6 Procellaria 5,7 Larus 5,8 Phaethusa Diomedea Larus 5,9 Rhynchops 6,0 Diomedea			5,5 Chauna Cereopsis Merganser 5,6 Lampronessa 5,8 Erionetta 5,9 Anser	5,5 Phalacrocorax		5,2 Agapornis Tanygnathus 5,3 Psittacula 5,7 Eclectus 6,0 Stringops			5,1 Chryso-phlegma 5,5 Picus 5,7 Chotorhea	5,2 Sitta 5,3 Eulabes 5,5 Oreomystes
7,0	6,5 Casuarius 6,9 Rhea		6,3 Otidiphaps		6,1 Podiceps 6,2 Podiceps 6,3 Colymbus 6,7 Colymbus		6,1 Belonopterus 6,2 Numenius 6,3 Machetes		6,1 Anser 6,2 Cygnus 6,3 Tachyeres 6,5 Leuco-blepharon 6,7 Cygnus					6,7 Ceratogymna Colius		
8.0	7,2 Struthio 7,9 Struthio								7,1 Cygnus 7,2 Cygnus							



…eit genommen.

	…ri- …s, …rmes	Psittaci-formes	Coccyges	Coracii-formes	Scansores, Piciformes	Menuri-formes, Passeriformes
3,0				2,8 Meropogon		
4,0			3,7 Pyrrhocentor	3,5 Anthra-coceros 3,6 Tockus		
			4,1 Guira			



Tabelle V. Länge des Pubis, die mittlere Länge eines Thoracalwirbels als Einheit genommen.

	Ratitae	Tinamiformes, Galliformes	Pteroclidiformes, Columbiformes	Ralliformes, Gruiformes	Podicipediformes, Colymbiformes, Sphenisciformes	Procellariiformes, Lariformes, Alciformes	Charadriiformes	Ardeiformes, Phoenicopteriformes	Palamedeiformes, Anseriformes	Pelecaniformes	Accipitriformes, Strigiformes	Psittaciformes	Coccyges	Coraciiformes	Scansores, Piciformes	Menuriformes, Passeriformes
3,0														2,8 Meropogon		
4,0				4,0 Rallina Porzana			3,5 Tringoides	3,1 Ardea 3,5 Ardea 3,7 Ciconia					3,7 Pyrrhocentor	3,5 Anthracoceros 3,6 Tockus		
5,0	4,3 Apteryx 4,8 Apteryx 4,9 Apteryx				4,5 Eudyptula 4,7 Eudyptula			4,4 Tantalus 4,5 Pseudotantalus 4,8 Phoenicopterus		5,0 Plotus	4,2 Asio 4,5 Nyctea Bubo Buteo Accipiter Strix 4,8 Aquila Haliaetus 4,9 Syrnium Athene 5,0 Spizaetus Bubo	4,6 Psittacus	4,1 Guira 4,4 Phoenicophaes 5,0 Lepidogrammus Rhinortha			4,3 Menura 4,5 Pastor Sturnus Dolichonyx Munia 4,7 Serinus 4,8 Chasmorhynchus Himatione Phylloscopus Cannabina 5,0 Coccothraustes Loxioides
6,0	5,7 Casuarius	5,1 Lagopus 5,5 Perdix 5,7 Tinamus 5,9 Perdix	5,5 Turtur 5,9 Osmotreron Syrrhaptes	5,2 Psophia 5,3 Fulica 5,5 Balearica 5,9 Notornis	5,6 Spheniscus	5,7 Procellaria	5,3 Limosa	5,2 Ciconia 5,9 Ibis		5,6 Pelecanus	5,5 Gypaetus 5,7 Cerchneis 6,0 Cerchneis	5,3 Plissolophus 5,7 Lorius 5,8 Trichoglossus 5,9 Dasyptilus Conuropsis 6,0 Palaeornis Melopsittacus	5,5 Turacus 6,0 Cuculus	5,1 Cittura 5,3 Halcyon 5,6 Upupa Sauromarptis	6,0 Rhamphastos	5,1 Paradisea Uranornis Mino Scissirostrum Hyphantornis 5,2 Paradisea Enodes Oriolus Fringilla Hirundo 5,3 Lamprocorax Tachyphonus 5,4 Streptocitta Leistes 5,5 Lanius Loxia Passer 5,6 Pica Psittirostra Merula Turdus Xanthotis 5,7 Corvus Macruropsar 5,8 Pica Oreomystes Artamus Cardinalis Aeluroedus 5,9 Gymnorhina Eulabes
7,0	6,1 Dromaeus 6,2 Casuarius 6,6 Rhea	6,1 Crossoptilum Lophortyx 6,2 Lagopus 6,3 Crossoptilum Lyrurus 6,4 Gennaeus 6,5 Penelope 6,6 Megapodius Tetrao 6,7 Agelastes 6,9 Tetrao	6,3 Carpophaga Goura Macropygia 6,8 Ptilopus 6,9 Pteroclis 7,0 Spilotreron	6,3 Cariama		6,3 Diomedea 6,5 Larus 7,0 Diomedea	6,1 Gallinago 6,3 Scolopax 6,9 Oedicnemus	6,1 Platalea		6,3 Phalacrocorax 6,8 Sula	6,2 Ibycter 6,3 Falco	6,1 Neophema Tanygnathus Trichoglossus 6,2 Cacatua 6,3 Domicella Pyrrhura Trichoglossus Loriculus 6,4 Prioniturus 6,6 Androglossus Agapornis 6,7 Eos 8,9 Platycercus Psittacula	6,3 Eudynamis	6,2 Caprimulgus 6,7 Coracias	6,2 Rhamphastos 6,3 Pteroglossus Jynx 6,7 Rhamphastos Picus Chotorhea	6,3 Schlegelia 6,5 Pseudorhectes 6,8 Pyrrhocorax
8,0		7,4 Crax	7,1 Otidiphaps Ocyphaps 7,3 Didunculus		7,8 Podiceps	7,4 Sterna Procellaria 7,5 Sterna 7,9 Alca	7,2 Numenius Machetes 7,5 Oedicnemus 7,6 Belonopterus 7,8 Otis		7,1 Anas 7,3 Polionetta Nettium 7,4 Anas 7,9 Chauna Poecilonetta	7,3 Phalacrocorax		7,2 Aprosmictus 7,7 Stringops 7,8 Eclectus		7,4 Cypselus 7,7 Cypselus 8,0 Ceratogymna	7,4 Picus 8,0 Chrysophlegma	7,1 Sitta
9,0					8,1 Podiceps 8,6 Colymbus 9,0 Colymbus	8,2 Uria 8,3 Phaethusa			8,2 Merganser 8,3 Cereopsis							
10,0						9,2 Uria			9,1 Erionetta 9,4 Cygnus 9,7 Leucoblepharon 9,8 Anser 9,9 Anser							
11,0														10,0 Colius		
12,0	11,8 Struthio								10,3 Tachyeres 10,5 Cygnus							
13,0	12,2 Struthio								11,4 Cygnus							



eit genommen.

i- ies	Psittaciformes	Coccyges	Coraciiformes	Scansores, Piciformes	Menuriformes, Passeriformes
			4,0 Meropogon		
			5,0 Tockus Upupa		
	5,1 Psittacus	5,3 Guira			5,2 Serinus 5,4 Phylloscopus



Tabelle VI. Länge des Ilium, die mittlere Länge eines Thoracalwirbels als Einheit genommen.

	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
[illegible]			6,1 Macropygia [illegible] [illegible] [illegible]					6,5 Phoenicopterus 6,9 Pseudotantalus 7,0 Tantalus			[illegible]	[illegible] 6,7 Conuropsis 6,8 Phasolophus Palaeornis 6,9 Platycercus Androglossus 7,0 Lorius Tanygnathus	6,7 Lepido-[illegible] 6,8 Turacus	[illegible]		[illegible] 6,7 Artamus 6,8 Sitta [illegible]
[illegible]	[illegible]	[illegible]	7,1 Ptilopus [illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	7,6 Scolopax	7,3 Ibis	7,9 Anas Nettium 8,0 Anas	[illegible]	[illegible]	7,2 Aprosmictus 7,4 Ca[illegible]		[illegible]	7,2 Picus	7,2 Gymnorhina [illegible]
[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]		[illegible]	8,3 Gallinago	8,3 Ajaja Platalea	[illegible]	[illegible]	[illegible]			[illegible]	[illegible]	



20						
30						
40		33 Rhinortha				
50		41 Phoenicophaes				
60						
70		62 Pyrrhocentor 67 Lepido-grammus				
80						
		84 Turacus				



Tabelle XII. Länge des Proc. pectinealis in Prozenten der mittleren Länge eines Thoracalwirbels ausgedrückt.

	Ratitae	Tinamiformes, Galliformes	Pteroclidiformes, Columbiformes	Ralliformes, Gruiformes	Podicipediformes, Colymbiformes, Sphenisciformes	Procellariiformes, Lariformes, Alciformes	Charadriiformes	Ardeiformes, Phoenicopteriformes	Palamedeiformes, Anseriformes	Pelecaniformes	Accipitriformes, Strigiformes	Psittaciformes	Coccyges	Coraciiformes	Scansores, Piciformes	Menuriformes, Passeriformes
Proc. pectinealis fehlt		Megapodius	Osmotreron Ptilopus Pteroclis Spilotreron Macropygia Turtur Carpophaga Syrrhaptes	Cariama	Podiceps Eudyptula	Sterna Diomedea Larus Alca Uria	Limosa Otis	Phoenicopterus Ibis Pseudotantalus Ardea Ciconia Tantalus Ajaja	Cygnus	Pelecanus	Gypaetus Asio Spizaetus Falco Athene Haliaetus Strix Accipiter Cerchneis Bubo Buteo Aquila Nyctea Syrnium	Loriculus Melopsittacus Palaeornis Neophema Prioniturus Pyrrhura Lorius Eos Trichoglossus Plissolophus Androglossus Domicella Agapornis Psittacus Aprosmictus		Cypselus Cittura Halcyon Coracias Colius Caprimulgus Meropogon Collocalia Alcedo	Picus Dryocopus	Tachyphonus Cannabina Scissirostrum Macruropsar Leistes Oriolus Eulabes Passer Hyphantornis Enodes Munia Artamus Loxia Loxioides Aeluroedus Fringilla Oreomystes Turdus Paradisea Dolichonyx Merula Himatione Pseudorhoetes Corvus
Proc. pectinealis sehr klein		Lagopus Tetrao Lyrurus	Goura Ocyphaps Otidiphas Didunculus	Cariama Balearica Psophia	Podiceps Eudyptula Spheniscus	Rhynchops Phaethusa Alca Diomedea Larus Procellaria	Machetes Tringoides Scolopax Oedicnemus	Platalea	Chauna	Phalacrocorax Sula	Cerchneis Ibycter	Psittacula Tanygnathus Dasyptilus Eclectus Cacatua Stringops Platycercus Conuropsis		Sauromarptis Ceratogymna Rhytidoceros Anthracoceros Buceros	Dendrocopus Gecinus Jynx Chrysophlegma Picus Rhamphastos Chotorhea Pteroglossus	Menura Hirundo Psittirostra Coccothraustes Serinus Alauda Schlegelia Lanius Phylloscopus Streptocitta Mino Pastor Sitta Lamprocorax Uranornis Xanthotis Gymnorhina Cardinalis Chasmorhynchus Sturnus Pica Pyrrhocorax
20		13 Lagopus 19 Tetrao	9 Pteroclis		8 Colymbus	19 Procellaria	6 Numenius 11 Gallinago 20 Belonopterus		9 Polionetta 12 Poecilonetta 13 Tachyeres Nettium 14 Anser 16 Anas 17 Cygnus 19 Cygnus Erionetta				14 Cuculus 17 Eudynamis	10 Tockus	10 Rhamphastos	
30	30 Casuarius	21 Lyrurus 27 Penelope		21 Porzana 25 Rallina 26 Fulica 27 Notornis			21 Oedicnemus		21 Leucoblepharon 22 Anas 24 Merganser 26 Anser	22 Plotus						
40		31 Lophortyx 33 Lagopus Perdix 34 Agelastes							34 Lampronessa 36 Cereopsis				33 Rhinortha			
50	43 Rhea Dromaeus 44 Struthio 45 Apteryx	44 Gennaeus											41 Phoenicophaes			
60	55 Apteryx	57 Perdix														
70	65 Apteryx												62 Pyrrhocentor 67 Lepidogrammus			
80	71 Apteryx	71 Crax 77 Tinamus														
90		82 Crossoptilum 87 Crossoptilum											84 Turacus			



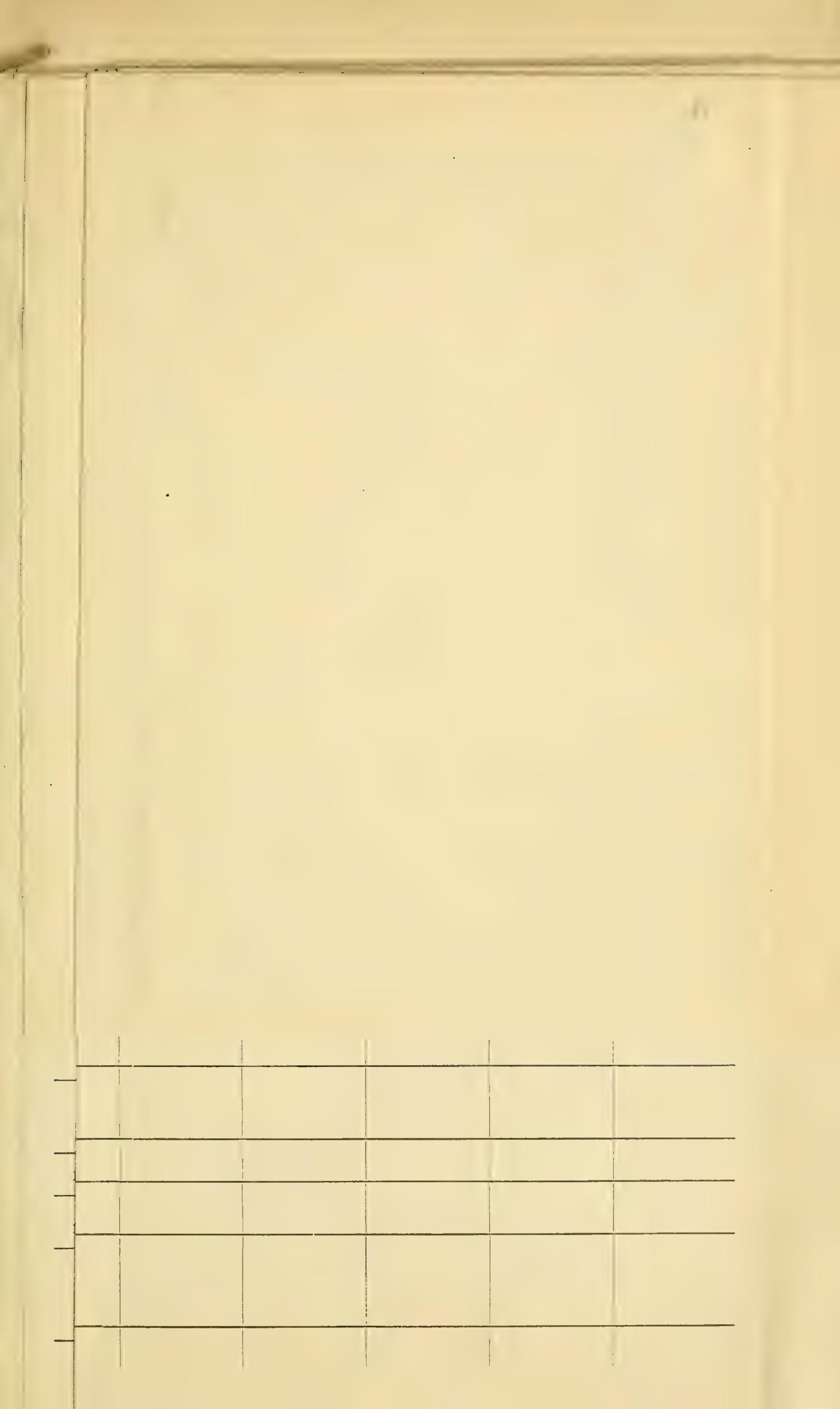




Tabelle XI. Länge des Ilium, der Acetabularabstand als Einheit genommen.

	Ratitae	Tinamiformes, Galliformes	Pteroclidiformes, Columbiformes	Ralliformes, Gruiformes	Podicipediformes, Colymbiformes, Sphenisciformes	Procellariiformes, Lariformes, Alciformes	Charadriiformes	Ardeiformes, Phoenicopteriformes	Palamedeiformes, Anseriformes	Pelecaniformes	Accipitriformes, Strigiformes	Psittaciformes	Coccyges	Coraciiformes	Scansores, Piciformes	Menuriformes, Passeriformes
2,0		1,7 Lagopus 1,9 Lagopus Tetrao 2,0 Lyrurus	1,7 Macropygia 1,8 Syrrhaptes Ptilopus Osmotreron 1,9 Turtur Spilotreron Ocyphaps 2,0 Pterocles									2,0 Pyrrhura Neophema	1,5 Cuculus 1,9 Eudynamis	1,5 Meropogon 1,6 Cypselus 1,7 Cypselus Caprimulgus 1,9 Sauromarptis 2,0 Halcyon		1,4 Hirundo 1,8 Serinus 1,9 Fringilla Alauda Loxioides 2,0 Leistes Psittirostra
3,0		2,1 Tinamus Tetrao 2,2 Tetrao 2,3 Tetrao 2,5 Perdix 2,7 Penelope 2,8 Megapodius Lophortyx Perdix 2,9 Crax	2,1 Carpophaga 2,2 Didunculus 2,3 Otidiphaps	3,0 Notornis		2,2 Sterna 2,4 Sterna 2,6 Phaethusa 2,8 Larus 3,0 Rhynchops	2,3 Tringoides 2,7 Belonopterus 2,8 Scolopax 2,9 Limosa 3,0 Oedicnemus Machetes		3,0 Anas		2,3 Cerchneis 2,4 Buteo Ibycter Accipiter 2,5 Falco 3,0 Circus	2,1 Aprosmictus Eos 2,2 Platycercus Loriculus Agapornis Trichoglossus 2,4 Prioniturus Psittacula Dasyptilus 2,5 Androglossus Melopsittacus 2,6 Palaeornis Domicella 2,7 Tanygnathus Lorius 2,8 Conuropsis 2,9 Trichoglossus Stringops Plissolophus 3,0 Eclectus Psittacus	2,2 Rhinortha 2,3 Pyrrhocentor 2,4 Turacus Lepidogrammus 2,6 Phoenicophaes 3,0 Guira	2,1 Upupa 2,3 Coracias 2,4 Tockus 2,5 Colius 3,0 Ceratogymna	2,6 Chrysophlegma 2,8 Picus 3,0 Jynx	2,1 Loxia Oreomystes 2,2 Merula Cannabina Cardinalis 2,3 Sturnus Artamus Oriolus Tachyphonus Passer Turdus Phylloscopus 2,4 Coccothraustes 2,5 Lanius Scissirostrum Pastor 2,6 Enodes Chasmorhynchus Dolichonyx Macruropsar 2,7 Xanthotis Streptocitta Hyphantornis Pseudorhectes 2,8 Mino Munia Lamprocorax Eulabes 2,9 Aeluroedus 3,0 Sitta Schlegelia Pica
4,0		3,1 Gennaeus 3,2 Crossoptilum 3,3 Crossoptilum 3,8 Agelastes	3,1 Goura	3,6 Balearica		3,3 Larus 3,8 Uria 4,0 Procellaria	3,2 Gallinago 3,4 Oedicnemus 3,5 Numenius	3,7 Tantalus Ibis Pseudotantalus 3,8 Platalea 4,0 Ciconia	3,1 Nettium 3,4 Anas 3,5 Lampronessa 3,7 Poecilonetta 4,0 Polionetta		3,1 Gypaetus 3,4 Nyctea 3,5 Athene 3,7 Spizaetus 3,8 Aquila 3,9 Syrnium Strix 4,0 Bubo	3,1 Cacatua		3,6 Rhytidoceros Anthracoceros	3,6 Rhamphastos 3,8 Rhamphastos	3,1 Gymnorhina 3,2 Corvus 3,3 Pyrrhocorax 3,4 Himatione Pica 3,5 Paradisea 3,6 Uranornis 3,9 Menura
5,0				4,2 Psophia 4,7 Porzana 4,9 Rallina	4,1 Eudyptula 4,3 Eudyptula	4,1 Procellaria 4,3 Uria 4,6 Alca 4,8 Diomedea 5,0 Diomedea Alca		4,1 Ciconia 4,4 Ajaja Ardea 4,5 Phoenicopterus 5,0 Ardea	4,3 Anser 4,4 Chauna Erionetta Tachyeres	4,3 Pelecanus 4,4 Sula	4,2 Bubo Asio 4,3 Haliaetus			4,3 Dichoceros	4,1 Rhamphastos 4,5 Chotorhea 4,7 Pteroglossus	4,2 Paradisea
6,0									5,3 Merganser 5,4 Anser 5,6 Cereopsis 5,7 Leucoblepharon							
7,0				6,2 Cariama 7,0 Cariama	6,1 Spheniscus				6,9 Cygnus	6,8 Plotus						
8,0	7,6 Dromaeus			7,2 Fulica	7,5 Colymbus				7,3 Cygnus	7,4 Phalacrocorax						
9,0	8,1 Apteryx 9,0 Apteryx				8,6 Podiceps				8,1 Cygnus							
10,0					9,3 Podiceps											
11,0	10,8 Apteryx Casuarius															
12,0	11,5 Rhea 11,6 Struthio 12,0 Struthio				11,9 Colymbus											
13,0	12,1 Casuarius															

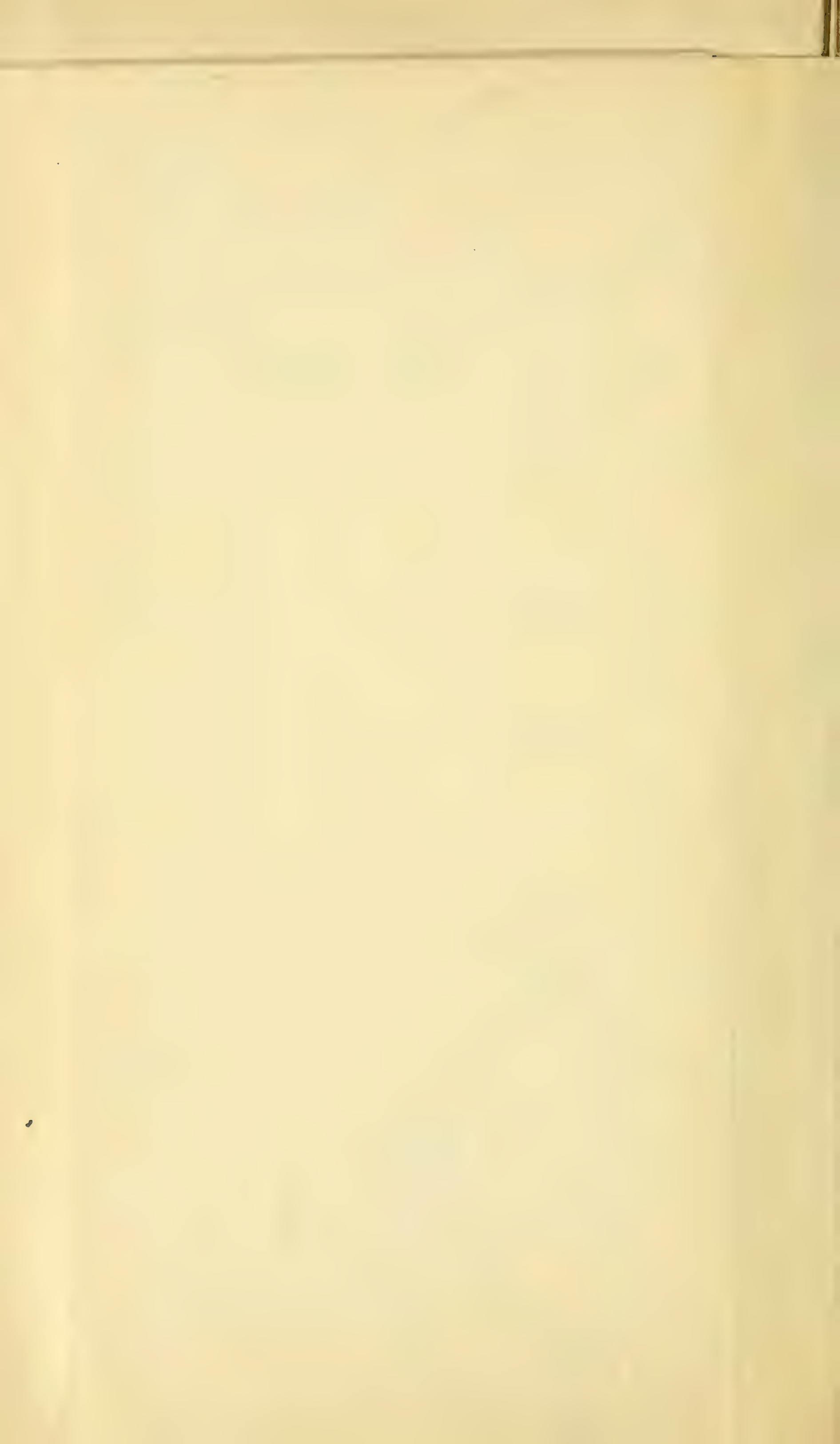


	us	2,6 Eclectus Dasyptilus Trichoglossus Lorius Tanygnathus Palaeornis	[illegible]		[illegible]	Cocco- thraustes Passer Scissi- rostrum Cannabina
		2,7 Androglossus Psittacula Prioniturus		2,7 Meropogon		2,7 Streptocitta Tachyphonus Pseudorhectes Chasmo- rhynchus Enodes Oriolus
	eis		2,8 Lepido- grammus Turacus			2,8 Macruropsar Lanius Serinus
		2,9 Loriculus Agapornis				2,9 Sturnus Loxia
3,0			3,0 Eudynamis		3,0 Picus	3,0 Artamus Cardinalis Fringilla
	eis	3,1 Platycercus Neophema				3,1 Merula
		3,2 Pyrrhura				
		3,3 Stringops				3,3 Loxioides
						3,4 Turdus Oreomystes
		3,5 Aprosmictus				3,5 Psittirostra
						3,6 Leistes Alauda
				3,7 Colius Ceratogymna		
			3,8 Cuculus	3,8 Coracias Halcyon		
				3,9 Sauromarptis Cypselus		
4,0						4,0 Hirundo
				4,2 Cypselus		
				4,3 Caprimulgus		
5,0						



Tabelle X. Entfernung der Acetabula voneinander, die mittlere Länge eines Thoracalwirbels als Einheit genommen.

	Ratitae	Tinamiformes, Galliformes	Pteroclidiformes, Columbiformes,	Ralliformes, Gruiformes	Podicipediformes, Colymbiformes, Sphenisciformes	Procellariiformes, Lariformes, Alciformes	Charadriiformes	Ardeiformes, Phoenicopteriformes	Palamedeiformes, Anseriformes	Pelecaniformes	Accipitriformes, Strigiformes	Psittaciformes	Coccyges	Coraciiformes	Scansores, Piciformes	Menuriformes, Passeriformes
1,0	0,7 Rhea 0,9 Apteryx Struthio 1,0 Struthio Apteryx Casuarius				0,9 Colymbus			0,9 Ardea								
2,0	1,1 Casuarius 1,2 Apteryx 1,3 Dromaeus 1,5 Apteryx			1,2 Fulica Cariama 1,3 Cariama 1,4 Rallina 1,6 Porzana	1,1 Podiceps 1,3 Podiceps 1,5 Colymbus 1,6 Spheniscus 1,8 Eudyptula 1,9 Eudyptula	1,7 Alca Diomedea 1,8 Diomedea Alca Procellaria 1,9 Procellaria	1,9 Tringoides	1,1 Ardea 1,4 Phoenicopterus 1,8 Pseudotantalus 1,9 Ajaja Tantalus 2,0 Ciconia Ibis	1,5 Cygnus 1,7 Cygnus 1,8 Cereopsis Merganser 1,9 Anser 2,0 Leucoblepharon Polionetta	1,1 Plotus 1,2 Phalacrocorax 1,6 Sula Pelecanus	1,7 Haliaetus 1,8 Bubo Asio 1,9 Syrnium Aquila Strix Nyctea 2,0 Bubo Spizaetus Buteo	1,7 Psittacus	1,8 Guira	1,5 Anthracoceros	1,7 Pteroglossus 2,0 Rhamphastos Chotorhea	1,7 Paradisea 1,8 Menura Uranornis Himatione
3,0		2,4 Agelastes 2,5 Crossoptilum 2,6 Crossoptilum 2,7 Perdix Penelope 3,0 Gennaeus Perdix	2,9 Goura	2,2 Psophia 2,4 Balearica		2,1 Uria 2,4 Uria 2,5 Larus 2,9 Larus	2,4 Limosa 2,6 Gallinago Numenius 2,7 Scolopax 2,9 Oedicnemus	2,2 Platalea	2,2 Erionetta 2,3 Tachyeres Poecilonetta Anser Anas 2,5 Chauna Nettium 2,7 Anas 2,8 Lampronessa		2,1 Athene 2,5 Accipiter 2,6 Gypaetus 2,8 Cerchneis 3,0 Ibycter	2,1 Trichoglossus 2,3 Eos Trichoglossus 2,4 Cacatua Plissolophus Conuropsis 2,5 Domicella Melopsittacus 2,6 Eclectus Dasyptilus Trichoglossus Lorius Tanygnathus Palaeornis 2,7 Androglossus Psittacula Prioniturus 2,9 Loriculus Agapornis	2,4 Phoenicophaes 2,5 Pyrrhocentor 2,6 Rhinortha 2,8 Lepidogrammus Turacus 3,0 Eudynamis	2,1 Tockus 2,4 Upupa 2,7 Meropogon	2,1 Rhamphastos 2,2 Rhamphastos 2,4 Jynx 2,6 Picus 3,0 Picus	2,1 Paradisea Munia Dolichonyx Hyphantornis 2,2 Pica 2,3 Gymnorhina Corvus 2,4 Pyrrhocorax Aeluroedus Phylloscopus Schlegelia Xanthotis Lamprocorax Sitta 2,5 Pica Mino Pastor 2,6 Eulabes Coccothraustes Passer Scissirostrum Cannabina 2,7 Streptocitta Tachyphonus Pseudorhectes Chasmorhynchus Enodes Oriolus 2,8 Macruropsar Lanius Serinus 2,9 Sturnus Loxia 3,0 Artamus Cardinalis Fringilla
4,0		3,1 Lophortyx 3,2 Megapodius 3,4 Crax 3,7 Tetrao	3,5 Otidiphaps Carpophaga Macropygia Turtur 3,6 Didunculus 3,7 Osmotreron Spilotreron 3,9 Ptilopus 4,0 Ocyphaps	3,2 Notornis		3,4 Rhynchops Phaethusa Sterna 3,6 Sterna	3,1 Oedicnemus 3,3 Belonopterus Machetes				3,1 Falco Cerchneis	3 1 Platycercus Neophema 3,2 Pyrrhura 3,3 Stringops 3,5 Aprosmictus	3,8 Cuculus	3,7 Colius Ceratogymna 3,8 Coracias Halcyon 3,9 Sauromarptis Cypselus		3,1 Merula 3,3 Loxioides 3,4 Turdus Oreomystes 3,5 Psittirostra 3,6 Leistes Alauda 4,0 Hirundo
5,0		4,1 Tetrao Lyrurus 4,2 Lyrurus 4,4 Lagopus 4,7 Lagopus 4,8 Tinamus	4,1 Pterocles 4,2 Syrrhaptes				1,1 Otis							4,2 Cypselus 4,3 Caprimulgus		



n Ilium ausgedrückt.

	Psittaciformes	Coccyges	Coraciiformes	Scansores, Piciformes	Menuriformes, Passeriformes
40					
50					
170			164 Rhytidoceros		
180					
190					
220					
240					
250					



Tabelle IX. Länge des postacetabularen Ilium in Prozenten der Länge des praeacetabularen Ilium ausgedrückt.

[illegible table]

68 Phoenicophaes
70 Aprosmictus
71 Pionus
75 Strinops
Platycercus
76 Ara
78 Trichoglossus
79 Loriculus
80 Melopsittacus
82 Trichoglossus
Androglossa
Pyrrhura
Nestor
83 Conurus
84 Psittacus
Domicella
85 Tanygnathus
Dasyptilus
88 Palaeornis
Loriculus
Lorius
89 Eclectus
91 Trichoglossus
93 Tragopan
94 Odontophorus
94 Tantalus
106 Pelecanus
107 Ibis
111 Plotus
115 Anas
116 Phoenicopterus
118 Anser
118 Sula
117 Cereopsis
120 Larus
119 Upupa
119 Scopus
122 Platalea
123 Phaethon
124 Netta



	Pyrrhura				
	3,6 Trichoglossus Agapornis Palaeornis			3,6 Rhamphastos Chotorhea	3,6 Macruropsar Mino Schlegelia Leistes
	3,7 Conuropsis Lorius				3,7 Oreomystes Alauda
	3,8 Androglossus Prioniturus Tanygnathus		3,8 Halcyon		3,8 Aeluroedus Corvus Merula Streptocitta Gymnorhina Paradisea Pica Psittirostra Lanius
	3,9 Platycercus				3,9 Eulabes Pica
	4,0 Plissolophus			4,0 Picus	4,0 Pseudorhectes Turdus
ris	4,1 Cacatua		4,1 Coracias		4,1 Chasmo-rhynchus Pyrrhocorax
er ris	4,2 Aprosmictus Eclectus		4,2 Colius		
			4,5 Ceratogymna		
us us us					
m					
	5,5 Stringops				



Tabelle VII. **Länge des praeacetabularen Ilium, die mittlere Länge eines Thoracalwirbels als Einheit genommen.**

	Ratitae	Tinamiformes, Galliformes	Pteroclidiformes, Columbiformes	Ralliformes, Gruiformes	Podicipediformes, Colymbiformes, Sphenisciformes	Procellariiformes, Lariformes, Alciformes	Charadriiformes	Ardeiformes, Phoenicopteriformes	Palamedeiformes, Anseriformes	Pelecaniformes	Accipitriformes, Strigiformes	Psittaciformes	Coccyges	Coraciiformes	Scansores, Piciformes	Menuriformes, Passeriformes
2,0														1,9 Meropogon		
3,0							2,3 Tringoides	2,6 Ardea 2,7 Ardea 3,0 Phoenicopterus		3,0 Phalacrocorax		2,8 Psittacus	2,6 Guira 3,0 Eudynamis	2,1 Tockus 2,3 Upupa 2,4 Anthracoceros	3,0 Picus	2,6 Serinus Phylloscopus 2,7 Passer Dolichonyx 2,8 Hirundo 2,9 Munia Hyphantornis 3,0 Coccothraustes
4,0	3,3 Struthio Rhea 3,4 Struthio 3,9 Dromaeus	3,9 Penelope	3,4 Macropygia Turtur 3,5 Carpophaga Osmotreron 3,8 Goura Spilotreron Ptilopus 3,9 Didunculus 4,0 Ocyphaps	3,5 Cariama 3,7 Cariama 3,9 Notornis	3,1 Colymbus 3,5 Colymbus 3,6 Podiceps	3,8 Phaethusa Procellaria 3,9 Sterna	3,7 Limosa	3,5 Ibis 3,6 Pseudotantalus Tantalus 3,8 Platalea Ajaja 3,9 Ciconia	3,4 Polionetta 3,5 Anas Nettium 3,7 Anas 3,8 Merganser 3,9 Poecilonetta	3,3 Sula 3,4 Phalacrocorax 3,5 Pelecanus 3,7 Plotus		3,1 Trichoglossus 3,3 Psittacula 3,4 Neophema Domicella Trichoglossus Melopsittacus Dasyptilus 3,5 Loriculus Eos Pyrrhura 3,6 Trichoglossus Agapornis Palaeornis 3,7 Conuropsis Lorius 3,8 Androglossus Prioniturus Tanygnathus 3,9 Platycercus 4,0 Plissolophus	3,1 Cuculus 3,2 Pyrrhocentor 3,3 Rhinortha 3,4 Lepidogrammus 3,5 Phoenicophaes	3,1 Cypselus 3,2 Cypselus 3,4 Sauromarptis 3,8 Halcyon	3,1 Pteroglossus 3,2 Jynx 3,4 Rhamphastos 3,5 Chrysophlegma 3,6 Rhamphastos Chotorhea 4,0 Picus	3,1 Scissirostrum Himatione Oriolus Tachyphonus 3,2 Loxia Pastor Fringilla 3,3 Sitta Lamprocorax 3,4 Cardinalis Artamus Xanthotis Uranornis 3,5 Loxioides Sturnus Enodes 3,6 Macruropsar Mino Schlegelia Leistes 3,7 Oreomystes Alauda 3,8 Aeluroedus Corvus Merula Streptocitta Gymnorhina Paradisea Pica Psittirostra Lanius 3,9 Eulabes Pica 4,0 Pseudorhectes Turdus
5,0		4,3 Lyrurus Tetrao Megapodius Agelastes 4,4 Lagopus 4,5 Lyrurus 4,6 Perdix 4,7 Perdix Gennaeus Tetrao Crax 4,8 Crossoptilum 4,9 Lagopus	4,2 Otidiphaps 4,6 Pteroclis Syrrhaptes	4,4 Porzana Fulica 4,7 Psophia Balearica	4,2 Eudyptula 4,3 Podiceps Eudyptula	4,1 Procellaria 4,2 Larus 4,3 Larus Diomedea 4,5 Uria Rhynchops 4,6 Diomedea 4,8 Alca 4,9 Uria Alca	4,1 Scolopax 4,4 Numenius 4,8 Gallinago Otis 4,9 Belonopterus		4,1 Anser 4,2 Erionetta 4,3 Lampronessa Cygnus 4,5 Tachyeres 4,6 Cereopsis 4,7 Cygnus		4,1 Cerchneis 4,2 Accipiter Cerchneis 4,4 Nyctea Ibycter 4,5 Strix 4,6 Athene 4,7 Spizaetus Haliaetus Gypaetus 4,8 Buteo Falco 4,9 Aquila	4,1 Cacatua 4,2 Aprosmictus Eclectus		4,1 Coracias 4,2 Colius 4,5 Ceratogymna		4,1 Chasmorhynchus Pyrrhocorax
6,0	5,1 Casuarius 5,2 Casuarius Apteryx 5,9 Apteryx	5,1 Lagopus 5,2 Crossoptilum Lophortyx 5,8 Tinamus			5,3 Spheniscus		5,1 Oedicnemus 5,4 Machetes		5,2 Leucoblepharon		5,1 Syrnium Bubo 5,2 Bubo 5,4 Asio	5,5 Stringops				
7,0	6,1 Apteryx								6,4 Chauna							



	3,7 Eclectus		3,8 Halcyon		Turdus 3,8 Schlegelia Pyrrhocorax 3,9 Macruropsar
4,0	4,2 Stringops		4,2 Sauro-marptis 4,7 Coracias 4,8 Colius	4,1 Jynx 4,2 Picus 4,5 Rhamphastos Picus 4,7 Rhamphastos 4,9 Chryso-phlegma Pteroglossus	
5,0				5,2 Chotorhea	
6,0			6,6 Ceratogymna		
7,0					
8,0					
9,0					



Tabelle VIII. Länge des postacetabularen Ilium, die mittlere Länge eines Thoracalwirbels als Einheit genommen.

	Ratitae	Tinamiformes, Galliformes	Pteroclidiformes, Columbiformes	Ralliformes, Gruiformes	Podicipediformes, Colymbiformes, Sphenisciformes	Procellariiformes, Lariformes, Alciformes	Charadriiformes	Ardeiformes, Phoenicopteriformes	Palamedeiformes, Anseriformes	Pelecaniformes	Accipitriformes, Strigiformes	Psittaciformes	Coccyges	Coraciiformes	Scansores, Piciformes	Menuriformes, Passeriformes
2,0											1,9 Accipiter					
3,0		2,6 Lagopus 2,9 Perdix	2,7 Macropygia	3,0 Porzana			2,1 Tringoides	2,2 Ardea 2,3 Ardea			2,1 Asio Nyctea 2,5 Bubo Syrnium Aquila Buteo Haliaetus Cerchneis 2,7 Athene 2,8 Bubo Strix 2,9 Spizaetus Ibycter 3,0 Falco Cerchneis	2,3 Psittacus 2,6 Trichoglossus 2,7 Prioniturus Trichoglossus 2,8 Plissolophus Dasyptilus Melopsittacus Agapornis 2,9 Trichoglossus Pyrrhura Neophema 3,0 Platycercus Aprosmictus Conuropsis Eos Loriculus	2,4 Cuculus 2,5 Rhinortha 2,6 Pyrrhocentor 2,7 Guira 2 8 Phoenicophaes Eudynamis	2,1 Meropogon 2,7 Upupa 2,9 Tockus		2,6 Cannabina Serinus 2,7 Loxioides Fringilla Hyphantornis Dolichonyx 2,8 Himatione Munia Phylloscopus 2,9 Chasmorhynchus Hirundo Loxia Tachyphonus
4,0	3,5 Apteryx 3,8 Apteryx	3,1 Crossoptilum 3,3 Crossoptilum Lagopus 3,4 Penelope 3,5 Tetrao 3,6 Lyrurus 3,7 Lophortyx 3,8 Lyrurus	3,1 Spilotreron 3,2 Osmotreron Turtur 3,3 Syrrhaptes Ptilopus 3,5 Ocyphaps 3,8 Pterocles Carpophaga 3,9 Otidiphaps	3,6 Balearica	3,4 Eudyptula 3,6 Eudyptula	3,4 Procellaria 3,6 Procellaria 3,7 Alca 3,8 Alca 3,9 Larus 4,0 Uria Diomedea	3,4 Limosa 3,5 Gallinago Scolopax	3,2 Pseudotantalus 3,4 Tantalus 3,5 Phoenicopterus 3,8 Ibis 4,0 Ciconia		3,6 Pelecanus 3,9 Sula 4,0 Plotus	3,4 Gypaetus	3.1 Androglossus 3,2 Tanygnathus Palaeornis Domicella Psittacula 3,3 Cacatua Lorius 3,7 Eclectus	3,3 Turacus Lepidogrammus	3,2 Anthracoceros 3,3 Cypselus 3,4 Cypselus 3,8 Halcyon		3,1 Lanius Paradisea Merula Coccothraustes Passer Alauda 3,3 Pseudorhectes Artamus Paradisea Psittirostra 3,4 Gymnorhina Scissirostrum Lamprocorax Oreomystes 3,5 Pica Corvus Sitta Enodes 3,6 Streptocitta Leistes Eulabes Turdus 3,8 Schlegelia Pyrrhocorax 3,9 Macruropsar
5,0	4,4 Rhea	4,1 Tetrao 4,3 Tinamus Gennaeus 4,5 Megapodius 4,8 Agelastes 5,0 Crax	4,1 Didunculus	4,4 Psophia Cariama 4,7 Cariama 4,8 Fulica	4,5 Spheniscus	4,1 Larus Sterna 4,2 Diomedea 4,7 Sterna 4,9 Phaethusa	4,1 Belonopterus 4,3 Machetes 4,5 Numenius 4,9 Oedicnemus	4,2 Ciconia 4,5 Ajaja Plattalea	4,2 Anas 4,4 Nettium 4,5 Anas Chauna 4,7 Poecilonetta Polionetta			4,2 Stringops		4,2 Sauromarptis 4,7 Coracias 4,8 Colius	4,1 Jynx 4,2 Picus 4,5 Rhamphastos Picus 4,7 Rhamphastos 4,9 Chrysophlegma Pteroglossus	
6,0	5,8 Casuarius 6,0 Dromaeus		5,4 Goura	5,7 Notornis		5,5 Rhynchops	5,6 Otis		5,4 Erionetta Cereopsis 5,5 Lampronessa 5,6 Merganser 5,8 Anser Tachyeres 6,0 Anser	5,6 Phalacrocorax 5,8 Phalacrocorax					5,2 Chotorhea	
7,0					6,2 Podiceps 6,9 Podiceps				6,4 Leucoblepharon 6,6 Cygnus					6,6 Ceratogymna		
8,0	7,5 Casuarius 7,6 Struthio				7,4 Colymbus 7,7 Colymbus				7,5 Cygnus							
9,0	8,5 Struthio															



Die Schutzeinrichtungen der Samen und Früchte gegen unbefugten Vogelfraß.

Von

Oberlehrer Dr. phil. **Willy Liebmann**, Ilmenau.

II. Teil.

Versuche mit nichtfleischigen Samen und Früchten.

Während der erste Teil[1]) der vorliegenden Arbeit Versuche mit fleischigen Früchten behandelte, soll der zweite Teil solche mit nichtfleischigen Samen und Früchten bringen.

Zu dieser Trennung der Samen und Früchte in fleischige und nichtfleischige hatte uns die Einteilung der Vögel in „Weichfresser" und „Körnerfresser" veranlaßt. Die letzteren können ihre Nahrung häufig durch scharfe Schnabelränder von ihrer harten Schale befreien und dann in kleine Stückchen zerbeißen, sowie im Kropfe aufweichen und durch einen gut ausgebildeten Muskelmagen zermalmen; die ersteren dagegen sind wegen ihrer stumpfen Schnabelränder und ihres dünnen Muskelmagens nur dazu fähig, nachgiebigeres Futter zu verdauen. Daher vertilgen die Weichfresser neben anderer Nahrung nur fleischige Früchte (Beeren- und Steinfrüchte, saftige Sammel- und Scheinfrüchte), die Körnerfresser aber nur nichtfleischige Samen und Früchte (Körner).

Wir fanden ferner, daß die Kerne der Fleischfrüchte auch nach dem Verzehren durch Weichfresser noch keimfähig sind und zugleich an einen anderen Ort gelangen. Bei den Körnern aber zeigte sich, daß ein solcher Vorteil für die Pflanze nicht eintritt, sondern daß im Gegenteil die aufgenommenen Samen und Früchte infolge der weitgehenden Zerkleinerung durch die Körnerfresser nur in

---

1) Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft 1910, Heft 2, p. 445—510.

seltenen Ausnahmefällen entwicklungsfähig bleiben. Aus diesen Tatsachen zogen wir die Folgerung, daß es für die Pflanzen nützlich ist, wenn die Fleischfrüchte Einrichtungen zur Anlockung für den befugten Fraß der Weichfresser, die nichtfleischigen Samen und Früchte jedoch Mittel zum Schutze gegen den unbefugten Fraß der Körnerfresser besitzen. Im ersten Teile der Arbeit wurde unter weitgehendster Berücksichtigung der in Frage kommenden anatomischen und physiologischen Verhältnisse bei Vögeln über die Anlockungsmittel berichtet; bei dem vorliegenden zweiten Teile aber dürfen wir in der Regel nur Schutzeinrichtungen erwarten.

Endlich möchte ich noch kurz an die für die Nahrungsaufnahme wichtigen Sinnesorgane der Vögel erinnern. Wir konnten feststellen, daß zwar das Auge von größter Bedeutung ist, daß aber Geschmack und Geruch die Tiere gewöhnlich im Stiche lassen. Auch die Einwirkung mechanisch verletzender Gebilde (Rhaphiden, Borstenhaare usw.) auf das Gefühl des Schnabels und Verdauungsapparates ist unwesentlich. Der Schutz gegen Vögel ist daher, von besonderen Fällen abgesehen, nicht zu suchen in der chemischen Beschaffenheit der Samen und Früchte oder dem Vorhandensein von spitzen Nadeln usw.; solche Einrichtungen sollen hier häufig gar nicht erwähnt werden. Um so mehr aber müssen wir unser Augenmerk auf die Farbe und Sichtbarkeit der Samen und Früchte richten; auch dürfen wir noch in der großen Härte vieler Schalen, der selbst der Schnabel der Körnerfresser nicht gewachsen ist, einen wirksamen Schutz gegen Vögel vermuten.

Die nichtfleischigen Samen und Früchte sind also nicht an den Tierfraß, speziell Vogelfraß, angepaßt und müssen lästige Feinde fernzuhalten suchen. Wie aber schon am Anfang der Arbeit hervorgehoben wurde, bieten alle Schutzeinrichtungen nur einen relativen, keinen absoluten Schutz. Man darf sich deshalb nicht wundern, wenn man durch Beobachtungen findet, daß große Mengen nichtfleischiger Samen und Früchte, besonders kleinere, den körnerfressenden Vögeln als willkommene Speise dienen. Diese Tatsache ist für die Landwirtschaft von weittragendster Bedeutung, weil auf diese Art zahllose Unkrautsamen vernichtet werden. Die aufgeworfene Frage ist schon oft der Gegenstand eifriger Untersuchungen gewesen. Viele Forscher haben einerseits zahlreiche Wahrnehmungen über die einzelnen in

Betracht kommenden Vögel und Samenarten zusammengetragen und andererseits erörtert, ob die Keimfähigkeit der Körner erhalten bleiben kann oder nicht. Als wichtigste Literatur über beide Punkte sind unter anderem folgende Schriften anzuführen: Kerner, Pflanzenleben II, Leipzig 1891, p. 799; Sylvester D. Judd. Birds as Weed Destroyers. (Yearbook of Department of Agriculture for 1898), p. 221—232; Holmboe, Notizen über die endozoische Samenverbreitung der Vögel (Nyt Magazin f. Naturvidensk., Christiania 1900, Heft 4), p. 303—320; Rörig, Magenuntersuchungen land- und forstwirtschaftlich wichtiger Vögel. (Arbeiten aus der Kaiserl. Biol. Anstalt f. Land- und Forstwirtsch., Bd. I, Berlin 1900); Kempski, Über endozoische Samenverbreitung und speziell die Verbreitung von Unkräutern durch Tiere auf dem Wege des Darmkanals. (Diss., Rostock 1906); Birger, Über endozoische Samenverbreitung durch Vögel (Svensk Botanisk Tidskrift, Stockholm 1907); Schwartz, Beiträge zur Ernährungsbiologie unserer körnerfressenden Singvögel. (Arbeiten a. d. Kaiserl. Biol. Anstalt f. Land- und Forstwirtsch., Bd. VI, Berlin 1908); Rörig, Die wirtschaftliche Bedeutung der Vogelwelt als Grundlage des Vogelschutzes (Mitteilungen a. d. Kaiserl. Biol. Anstalt f. Land- und Forstwirtsch., Heft 9, Berlin 1910). Weitere reichhaltige Literaturangaben enthalten die zitierten Arbeiten.

Alle genannten Autoren haben entweder Beobachtungen der Tiere im Freien vorgenommen, oder Versuche in Käfigen angestellt, oder den Kropf-, Magen- und Darminhalt von geschossenen Vögeln untersucht. Es ist hier nicht möglich, bei jedem Samen und jeder Frucht alle einzelnen Vogelarten wiederzugeben, die sie verzehrt haben; wohl aber soll nochmals betont werden, daß in der angeführten Literatur die Einbuße der Keimfähigkeit bei fast allen aufgenommenen Samen und Früchten wiederholt und völlig einwandfrei nachgewiesen worden ist.

Einzelne Forscher sind allerdings anderer Meinung, sprechen sie jedoch gewöhnlich nur ganz nebenbei aus, z. B. Dammer[1]), Bruyning[2]) und Nobbe[3]).

---

1) Dammer, Polygonaceen-Studien. I. Die Verbreitungsausrüstungen der Polygonaceen. (Englers botanische Jahrbücher 1892, p. 279.)

2) Bruyning, Beiträge zur Kenntnis unserer Landbausämereien. Die Hartschaligkeit der Samen des Stechginsters (Ulex europaeus). Journal für Landwirtschaft, Bd. XLI.

3) Nobbe, Handbuch der Samenkunde, Berlin 1876, p. 39.

Dammer deutet die „derbe, glatte, unbenetzbare Oberhaut", welche vielen Polygonaceenfrüchten eigen ist, als eine Ausrüstung zur endozoischen Verbreitung durch Tiere, speziell Vögel, wenigstens bei solchen Arten, für die eine Verbreitung durch Wasser nicht in Frage kommt. Er stellt auch fest, daß unverletzte Früchte von Polygonum aviculare durch 50%ige Salzsäure nicht geschädigt werden und folgert daraus, daß der Magensaft der Vögel solchen Früchten, die unzerkleinert in den Magen gelangen, nichts anhaben könne. — Ebenso findet Bruyning, daß hartschalige Samen, z. B. Ulex europaeus, gegen Stutzers Pepsinlösung und Pankreasextrakt sehr widerstandsfähig sind; aus dieser Tatsache zieht er Schlüsse auf die Verbreitung der Art durch Vögel.

Dagegen ist einzuwenden, daß bei den Körnerfressern das Hauptgewicht nicht zu legen ist auf die Wirkung der Verdauungssäfte, sondern auf den zerreibenden Einfluß des Muskelmagens. Aus diesem Grunde dürfte auch bei den Polygonaceen und bei Ulex europaeus nur selten einmal ein Korn keimfähig wieder nach außen gelangen; Kempskis Versuche (l. c. p. 112ff.) bestätigen diese Vermutung gerade auch für Polygonum- und Rumex-Arten.

Nobbe endlich glaubt, daß manche besonders hartschalige, schwer quellbare Schließfrüchte wegen ihrer glatten Oberfläche den Darmkanal vieler Tiere ohne Schädigung passieren, vielleicht sogar mit gesteigerter Quellkraft. Versuche hat er nicht angestellt, sodaß hier nichts hinzugefügt zu werden braucht, zumal er nicht ausspricht, welche Tiere er im Auge hat.

Auch einige andere Gelehrte haben an geeigneter Stelle ähnliche Gedanken ausgesprochen; ein näheres Eingehen auf alle würde zu weit führen und ist nicht nötig. Meines Erachtens dürfte nur bei ganz besonders widerstandsfähigen Körnern ein nennenswerter Teil der völligen Vernichtung entrinnen.

Ehe wir die eigentliche Aufgabe unseres zweiten Teiles in Angriff nehmen können, ist noch eine gewisse Einschränkung an dem Satze zu machen, daß der Vogelfraß bei nichtfleischigen Samen und Früchten immer unbefugt sei.

Große und nahrhafte Samen und Früchte, z. B. Bucheckern, Eicheln, Kastanien, Haselnüsse, Walnüsse, Zirbelnüsse, denen Verbreitungseinrichtungen der gewöhnlichen Art fehlen, werden

nach FOCKE[1]), KERNER[2]), LUDWIG[3]), SERNANDER[4]) und anderen Autoren von gewissen Tieren, hauptsächlich Säugetieren und Vögeln, eifrig aufgesucht. Die große Menge Reservematerial nützt dem Keimling verhältnismäßig wenig. Es werden nicht etwa immer kräftigere Pflanzen erzeugt, wie HILDEBRAND[5]) glaubt. Das geht schon daraus hervor, daß auch die winzigen Samen von Salix alba und Populus nigra große und kräftige Bäume liefern. (FOCKE, l. c. p. 102.) Wohl aber ist der reichliche Gehalt an Nährstoffen für die Tiere wichtig und soll durch Anpassung an sie entstanden sein. Damit die Tiere nicht schon kommen, ehe die Samen reif und keimfähig sind, werden sie zu dieser Zeit durch besondere stachelige Hüllen geschützt, z. B. bei Kastanien, Roßkastanien und Buchen. Später fallen die Samen aus den bergenden Organen heraus und sind den Nachstellungen der Tiere viel mehr ausgesetzt als vorher: sie sollen eben gefressen werden.

Weil diese Samen zum sofortigen Verspeisen zu groß und schwer sind, werden sie von den Tieren (Nußhäher, Eichelhäher, Tannenhäher, Eichhörnchen, Hamster u. a.) absichtlich fortgeschleppt, sei es, um ihre harte Schale in einem ruhigen Schlupfwinkel ohne Gefahr zu öffnen und ihren Inhalt auszufressen, sei es, um sie für die Zeit der Not, also besonders den Winter, in einem sicheren Verstecke aufzuspeichern. Sollten unterwegs Angriffe durch Feinde erfolgen, so gehen auf der Flucht manche noch unverletzte Keime verloren, ebenso auch beim Öffnen der harten Schale. Ab und zu kann auch eine Vorratskammer vergessen werden oder durch den Tod ihres Besitzers verwaisen. Auf diese Art haben die Samen und Früchte ihre Verbreitung gefunden, meist allerdings nur über kurze Strecken. SERNANDER (l. c. p. 449) hat für diese Ausbreitung den Namen „synzoisch“ vorgeschlagen im Gegensatz zu „epizoisch“ und „endozoisch“[6]), weil eine absichtliche Mitwirkung der beteiligten Tiere nötig ist.

---

1) FOCKE, Die Verbreitung der Pflanzen durch Tiere. Kosmos V, 1881, p. 101—105.

2) KERNER, Pflanzenleben II, Leipzig 1891, p. 801—802.

3) LUDWIG, Lehrbuch der Biologie der Pflanzen, Stuttgart 1895, p. 374—375.

4) SERNANDER, Zur Verbreitungsbiologie der skandinavischen Pflanzenwelt. Upsala 1901, p. 449—452.

5) HILDEBRAND, Die Verbreitungsmittel der Pflanzen, Leipzig 1873, p. 130f.

6) Vgl. Teil I, p. 447.

Ausführlich erörtert SERNANDER auch eine ähnliche bewußte Verschleppung von zahlreichen kleineren Samen und Früchten durch Ameisen; hierbei liegen die Verhältnisse aber wiederum ganz anders.

Die synzoische Verbreitung durch Tiere, speziell Vögel, ist wesentlich verschieden von der endozoischen. Während hier sämtliche Kerne am Leben bleiben, werden dort alle diejenigen Keime vernichtet, die in den Körper der Tiere gelangen, denn es handelt sich ja nur um Körnerfresser (oder Säugetiere), welche ihre Nahrung vollständig zerkleinern, und höchstens durch Zufall können einzelne Samen der Zerstörung entgehen. Viele Samen und Früchte müssen also geopfert werden, um einige wenige zu retten; man darf allerdings nicht vergessen, daß aus ihnen oft große, langlebige Gewächse[1]) entstehen (Buche, Eiche, Kastanie, Haselnuß, Walnuß, aber auch Sonnenblume, Mais und Bohne).

Die zufällige Erhaltung wird um so leichter sein, je härter die Schale ist, je mehr Zeit und Mühe mithin das Tier aufwenden muß, ihres Inhaltes teilhaftig zu werden; auch werden schwerere Samen den Tieren leicht entgleiten können. Bei der synzoischen Verbreitung sind also zwar Anlockungseinrichtungen vorhanden, nämlich, soweit es Vögel (und Säugetiere) angeht, Größe und Nahrhaftigkeit, in einigen Fällen sogar auffällige Färbung (Sonnenblume, manche Bohnenarten); gleichzeitig aber stellen sich auch Schutzeinrichtungen ein, besonders harte Beschaffenheit der Schalen und beträchtliches Gewicht.

Einige Samen und Früchte zeigen übrigens synzoische Verbreitung durch kleinere Tiere und gleichzeitig Flugeinrichtungen, so manche Coniferen und Carpinus betulus. Aus dieser Vereinigung zweier Verbreitungseinrichtungen läßt sich die Entstehung der nahrhaften, schwersamigen Arten aus den fliegenden leicht erklären[2]).

Bezüglich der Disposition des folgenden sei bemerkt, daß bei unserem zweiten Teile eine Trennung der Samen und Früchte in reife und nichtreife nicht immer Vorteile bietet; beide sollen vielmehr oft gleichzeitig behandelt werden. Die nichtreifen Samen und Früchte kann man je nach dem Stande der Entwicklung bezeichnen als „unreife“ oder „halbreife“. — Die un-

1) HILDEBRAND, l. c. p. 132, und FOCKE, l. c. p. 102.
2) FOCKE, l. c. p. 103.

reifen sind noch klein und haben wenig Reservestoffe eingelagert. Die halbreifen weisen die Größe der ausgereiften Körner auf und besitzen bereits alle Nahrungsstoffe für den Keimling; dagegen ist ihre Schale noch nicht erstarkt, sondern viel nachgiebiger als die der reifen. Da für unsere Zwecke die Wandung von größter Bedeutung ist, sollen im folgenden die halbreifen Samen stets mit zu den nichtreifen gerechnet werden.

Empfehlenswert ist die Anordnung der Versuche nach Familien, denn die Glieder einer Familie zeigen häufig auch in bezug auf die Schutzeinrichtungen gegen Vogelfraß gewisse Ähnlichkeit miteinander. Begonnen wird mit den Familien der Compositen und Dipsaceen, dann folgen die Gramineen und Cyperaceen, ferner die Umbelliferen, die Leguminosen, und endlich sollen alle übrigen Familien gemeinsam besprochen werden.

Zu Experimenten mit trockenen Samen und Früchten darf man selbstverständlich nur Körnerfresser verwenden. Bei den hier geschilderten Versuchen nahm ich gewöhnlich mehrere Exemplare von Stieglitz (Carduelis elegans) und Dompfaff (Pyrrhula europaea); häufig waren auch Feldsperling (Passer montanus) und einige Meisenarten gut brauchbar, die neben weichem Futter auch gern Körner[1]) verzehren (Kohl-, Blau- und Sumpfmeise: Parus major, caeruleus und fruticeti). Bisweilen wurden aber auch andere Vögel zu Experimenten herangezogen.

Wichtig ist, daß den Tieren neben den Versuchsobjekten fast immer noch das tägliche Futter zur Verfügung stand. Nur gelegentlich war vor Beginn der Versuche die Nahrung auf etwa eine halbe Stunde[2]) entzogen worden; wirklichen Hunger aber dürften die Vögel nur in den wenigen Fällen verspürt haben, auf die ausdrücklich hingewiesen werden wird.

Endlich möchte ich hinzufügen, daß unter besonders günstigen Bedingungen auch im Freien experimentiert werden konnte; diese Befunde sind natürlich wertvoller als solche im Käfige. Wo das nicht gelang, suchte ich die Beobachtungen an gefangenen Tieren nach Möglichkeit durch Wahrnehmungen in der Natur zu ergänzen; leider versagte auch diese Art der Untersuchung häufig, besonders bei kleinen Körnern. Ebenso stellten sich auch im Käfige oft Schwierigkeiten ein, da beim Verzehren der Samen ganz allgemein störende Schalenreste zurückblieben.

---

1) Vgl. Teil I, p. 451.
2) Vgl. Teil I, p. 486—487.

1. Versuche mit Compositen und Dipsaceen.

Eine Familie, die von Vögeln besonders gern heimgesucht wird, ist die der Compositen; daher zeigt gerade diese Familie die verschiedensten Organe zum Schutze gegen solchen unbefugten Vogelfraß. Bei den reifenden Früchten finden sich besonders drei Einrichtungen: eine grüne Hülle, frisch bleibende Blumenkronen und ein dichter Haarfilz; die ausgereiften Früchte sind anders geschützt. Als typische Beispiele möchte ich Tragopogon pratensis (Hülle), Helianthus annuus (bleibende Blumenkronen) und Carlina acaulis (Haarfilz) näher erläutern; mit diesen Früchten läßt sich besonders deshalb gut experimentieren, weil sie verhältnismäßig groß sind.

Bei Tragopogon pratensis sind die reifenden Früchte unter einem Hüllkelche verborgen, welcher aus langen, grünen Blättern gebildet wird und nach oben zu in eine Spitze ausläuft.

Auf diese Hülle hat bereits Stahl [1]) aufmerksam gemacht, zwar nicht beim Wiesenbocksbart speziell, sondern ganz allgemein bei den „meisten einheimischen Compositen“. Schon ihre Farbe, die sich von dem Grün der umgebenden Blätter nicht abhebt, ist als eine Schutzeinrichtung gegen Vogelfraß aufzufassen, wie wir früher erkannten (Teil I, p. 474).

Nach Entfernung des grünen Hüllkelches gelangt man zu den in Entwicklung begriffenen Früchten, die vom gestielten Pappus gekrönt werden. Solche unreife Früchte sehen grün aus und sind nur wenig widerstandsfähig; man könnte sie fast saftig nennen, natürlich ohne dabei an eine solche Fülle von Flüssigkeiten zu denken, wie sie die Fleischfrüchte besitzen.

Versuche mit isolierten halbreifen Früchten von Tragopogon zeigten, daß sie von allen Versuchstieren (Stieglitz, Dompfaff, Feldsperling, Meisenarten) unter Zurücklassung der geöffneten Schalen mit größtem Appetit verzehrt wurden. An einen chemischen Schutz ist also, selbst vor der Reife, nicht zu denken, und die mechanische Beschaffenheit bietet den Tieren kein nennenswertes Hindernis.

Aber nicht die Farbe der Hülle allein ist es, welche die reifenden Früchte schützt. Der Hüllkelch verbirgt sie nicht nur, sondern er leistet noch mehr. Er ist mechanisch so fest, daß auch solche Körnerfresser, welche durch Erfahrung wissen,

1) Stahl, Pflanzen und Schnecken, Jena 1888, p. 102.

daß unter ihm etwas Genießbares versteckt ist, selten durch ihn hindurchbeißen können. Die oben genannten Tiere vermochten halbreifen Fruchtständen mit Hülle nicht beizukommen, trotzdem sie es wiederholt mit größtem Eifer versuchten. Um natürliche Bedingungen zu geben, war es nötig, die Stengel mit den Fruchtständen vertikal im Käfig aufzustellen, denn bereits die Befestigung auf den schwankenden, senkrechten Stengeln, auf denen es nicht leicht ist, festen Fuß zu fassen, erschwerte den Tieren den Zugang zu den Früchten. Abgepflückte, aber noch mit Hülle versehene Fruchtstände wurden von den Vögeln zwischen die Zehen genommen; in dieser bequemen Lage hackten sie bisweilen so lange daran herum, bis die Hülle durchbrochen war und die Früchte frei dalagen. Der Stieglitz öffnete solche leicht zugängliche Fruchtstände ziemlich schnell, der Dompfaff langsamer, Sperling und Meisenarten überhaupt nicht.

Die natürliche, senkrechte Stellung kann man dadurch erreichen, daß man den Stengel in einen durchbohrten Kork hineinschiebt und diesen auf dem Boden des Käfigs mit Siegellack anklebt; leider pflegen die Tiere das Ganze nach kurzer Zeit umzureißen. Auch durch Anbinden der Fruchtstände von oben her sind keine besseren Erfolge zu erzielen; es ist eben im Käfige wegen der räumlichen Beschränkung häufig nicht möglich, dieselben Bedingungen wie in der Freiheit zu geben [1]). So kam es, daß z. B. der Stieglitz die Fruchtstände bald zwischen den Krallen hatte und nun mit Hilfe des Schnabels die Hülle und die einzelnen Früchte zerpflückte. In der Natur dürften solche Vorkommnisse selten sein; sicherlich können sich manche Vögel, wie z. B. der plumpe Dompfaff, auf dem senkrechten, durch jeden Windstoß bewegten Stengel nicht niederlassen. Immerhin findet man bisweilen auch draußen im Freien halbreife Fruchtstände von Scorzonera hispanica — einer Pflanze, die sich ganz ähnlich wie Tragopogon verhält —, welche von Vögeln seitlich aufgehackt und z. T. ausgefressen sind. Wahrscheinlich haben wir in diesem Spezialisten [2]) den gewandten Stieglitz oder einen ähnlichen Vogel zu vermuten, der sich Kenntnis von der leckeren Nahrung unter der Schutzhülle erworben hat und durch seinen spitzen Schnabel befähigt ist, die Hülle zu durchdringen.

Nach der Reife haben sich die Verhältnisse gänzlich geändert. Der Hüllkelch beginnt zu welken und breitet sich bei

1) Vgl. Anhang, Teil I.
2) Vgl. Teil I, p. 446.

trockenem Wetter auseinander; die Früchte, mit dem Pappus versehen, kommen zum Vorschein und fliegen mit dem Winde davon. Die vorher so nachgiebige grüne Schale ist braun und hart geworden. Denselben Vögeln, die die halbreifen Früchte mühelos vertilgt hatten, stellten sich jetzt unüberwindliche Schwierigkeiten entgegen; sie mühten sich ab, die Früchte zu öffnen, aber wegen der Festigkeit der Schale ohne Erfolg. Geschälte Früchte fanden mehr Anklang, weil die inneren Teile weicher sind; ebenso fraß der Stieglitz Früchte, welche der Länge nach halbiert waren, unter Zurücklassung der Schalen vollständig auf. Chemische Schutzeinrichtungen können also auch in den reifen Früchten nicht mitwirken, wenigstens nicht bei Vögeln.

Es wäre möglich, daß andere Vögel, die ich nicht verwenden konnte, imstande wären, die harte Schale aufzubeißen. Für diesen Fall ist dann die braune Farbe von höchstem Werte, welche die vom Winde zerstreuten, also einzeln am Boden liegenden Früchte den Augen der Tiere entzieht.

Als zweites typisches Beispiel soll, wie bereits erwähnt, Helianthus annuus dienen. Während bei den meisten Blütenpflanzen die Blütenblätter nach der Befruchtung nutzlos geworden sind und daher abfallen oder zum mindesten vertrocknen, bleiben die Blumenkronen bei der Sonnenrose noch lange in frischem, nicht welkem Zustande haften und überdecken schützend die sich entwickelnden Früchte. Außerdem biegen sich die äußeren, grünen Hüllblätter über dem ganzen Fruchtkorbe zusammen, soweit es irgend möglich ist; sie sind jedoch nicht groß genug, um sämtliche Früchte zu verbergen, so daß die Mitte frei bleiben muß. Allmählich beginnen die Früchte zu reifen, und zwar von außen her ringförmig nach innen zu. Erst wenn die Früchte völlig ausgereift sind, fangen die Blüten an, zu vertrocknen, sitzen dann nur noch locker fest und werden endlich durch das Schütteln des Windes oder durch andere Umstände entfernt; gleichzeitig schlagen sich die Hüllblätter zurück. Da die Reife von außen nach innen zu fortschreitet, haften die Blumenkronen in der Mitte noch ganz fest, wenn sie außen bereits abgefallen sind; es würde also gar nichts nützen, wenn die Hüllblätter auch bis über die innersten Früchte reichten. Endlich fällt noch auf, daß die Fruchtstände durch die Reife schwerer werden und sich senken; die Stengel biegen sich um, und die Früchte schauen jetzt nach unten.

Durch näheres Überlegen ist leicht einzusehen, daß alle geschilderten Einrichtungen im Dienste des Schutzes der Früchte gegen unbefugten Vogelfraß stehen; entsprechende Experimente bestätigen diese Vermutung. Solange die Blüten noch festsitzen, wird man niemals einen Vogel auf dem Fruchtstande finden; sie können ja die Früchte nicht sehen und würden auch nicht fähig sein, ihnen beizukommen. Bei Versuchen mit freigelegten halbreifen Einzelfrüchten vertilgte sie jedes angewandte Tier gern (Stieglitz, Dompfaff, Feldsperling, Meisenarten); natürlich blieben zahlreiche Reste der jetzt noch leicht durchdringbaren Schalen zurück. Ähnliches ergab sich, wenn man im Freien an einem von Vögeln viel besuchten Orte einen Fruchtstand der Sonnenblume seiner Blüten durch Abstreifen mit den Fingern teilweise beraubte, so daß die halbreifen Früchte zum Vorschein kamen. Nach kurzer Zeit waren alle sichtbaren Früchte abgeholt.

Auch das Herabhängen der Fruchtstände kann in gewisser Beziehung als Schutzeinrichtung gelten. Während sich nämlich bei aufrechter Stellung alle Vögel leicht niedersetzen könnten, ist es in der tatsächlich vorhandenen Lage nur einigen wenigen, besonders geschickten Tieren möglich, sich festzuhalten und ein Korn nach dem anderen herauszuklauben, z. B. dem Stieglitz und Meisenarten. Vielleicht fällt es auch bei frühzeitigen Stadien besonders schwer, die erste Frucht aus dem Fruchtkorbe herauszuholen, weil die Körner ganz dicht gedrängt beieinander stehen und sich erst später etwas lockern.

Nach dem Abfallen der Blumenkronen, also nach der Reife, sind die Fruchtschalen ziemlich widerstandsfähig. Manche Körnerfresser mit wenig leistungsfähigem Schnabel, welche im Käfig geschälten reifen Früchten eifrig nachstellten, konnten durch die harte Fruchtwand nicht hindurchbeißen, z. B. Sperling, häufig auch Dompfaff. Trotzdem werden bekanntlich gerade die reifen Fruchtstände besonders gern von vielen Vögeln geplündert, z. B. von Stieglitz, Kohl- und Sumpfmeise. Läßt sich nun diese Tatsache für die Pflanze als vorteilhaft auffassen?

An den reifen Früchten von Helianthus ist die Farbe besonders merkwürdig. Sie sehen nicht etwa erdfarben, sondern weiß aus und sind manchmal auch mit dunklen Streifen versehen; es scheint also, als sollte die Frucht nicht verborgen bleiben, sondern ähnlich wie die Fleischfrüchte ins Auge fallen. Ferner kommt der Mangel einer jeglichen Verbreitungseinrichtung hinzu; nichts ist zu entdecken, was auf eine Verbreitung durch den

Wind, oder eine epizoische oder endozoische Verbreitung durch Tiere hindeutete. Dafür aber zeichnen sich die Früchte vor anderen durch ihre Größe und Nahrhaftigkeit aus.

Es liegt nahe, hier an die synzoische Verbreitungsart zu denken, die ich oben näher schilderte. Unsere Vermutung wird bestärkt, wenn wir die Tiere beim Verzehren der reifen Früchte im Freien beobachten. Die Meisenarten klammern sich an den Fruchtstand, picken ein Korn heraus und fressen es nicht etwa sofort, sondern fliegen auf einen nahegelegenen Baum; dort wird durch mühsames Hämmern mit dem Schnabel die Frucht geöffnet und ihres Inhaltes beraubt. Wie leicht geht bei dieser Arbeit, oder auch schon auf dem Wege zum sicheren Orte, vielleicht gar bereits beim Herausklauben aus dem Fruchtstande, ein entwicklungsfähiger Keim verloren, und die Pflanze ist gelegentlich des absichtlichen Verschleppens verbreitet worden.

Bisweilen verhält sich der Stieglitz ähnlich wie die Meisenarten. Manchmal aber bleibt er ruhig am Fruchtstande hängen, besonders wenn letzterer noch nicht die volle Reife erlangt hat, holt eine Frucht nach der anderen heraus, knackt die Schale auf und verzehrt das Innere. Also auch bei Helianthus scheint er die Rolle eines Spezialisten zu spielen.

Das beim Vogelhändler käufliche Futter des Dompfaffs enthält ebenfalls Früchte der Sonnenblume. Häufig sind sie „gequetscht“, d. h. die Schalen sind durch eine Mühle zertrümmert. Ist das nicht der Fall, so kann er sie gewöhnlich erst nach vielen vergeblichen Versuchen aufknacken.

Reife Früchte von Helianthus besitzen also eine gewisse Härte, die aber nicht groß genug ist, um synzoische Verbreitung unmöglich zu machen. Selbst dieser mäßige Widerstand wird von den Vögeln als eine unangenehme Beigabe empfunden, denn alle Versuchstiere (Stieglitz, Dompfaff, Meisenarten) suchten sich aus einer Mischung von reifen und halbreifen Helianthus-Früchten zunächst die halbreifen heraus und gingen dann erst an die reifen; merkwürdigerweise nahm der Stieglitz im Käfig überhaupt keine reifen Früchte auf. Auch draußen im Freien pflegen die Tiere am eifrigsten unmittelbar vor der Reife tätig zu sein, weil die Fruchtschalen noch nicht ganz erhärtet sind; die Blumenkronen sitzen dann nur noch locker auf und können mit den Schnäbeln leicht abgestreift werden.

Die dritte Art der Schutzeinrichtungen bei den Compositen, der dichte Haarfilz direkt über den Früchten, ist am besten ausgeprägt bei Carlina acaulis. Zwar besitzt die genannte Pflanze rings um den Blütenstand herum auch Hüllblätter; diese sind jedoch trocken und starr und breiten sich gewöhnlich flach aus, sodaß der ganze Fruchtstand bei trockenem Wetter ungeschützt ist. Dafür aber werden die reifenden Früchte durch einen undurchdringlichen Filz von senkrecht stehenden Haaren überdeckt, die teils aus Flughaaren, teils aus Spreublättern mit spitzen Borsten am Ende bestehen und eine beträchtliche Länge erreichen. Zu allem Überfluß bleiben häufig auch noch vertrocknete Blütenreste lange Zeit zwischen und über den Haaren haften.

Feinde können also die sich entwickelnden Früchte zunächst gar nicht sehen. Selbst wenn sie aber von ihrem Vorhandensein Kenntnis besäßen, so wäre es beim besten Willen nicht möglich, soweit vorzudringen, weil sich die Haare hindernd in den Weg stellen. Ich habe niemals einen Vogel auf einer solchen Pflanze beobachten können.

Bei Versuchen im Käfig wurden halbreife, völlig freigelegte Früchte von allen Versuchstieren sehr wohl gefressen. Wenn ich am ganzen Fruchtstande die Haare bis zur Höhe der Früchte mit einer Schere senkrecht zum Stengel abschnitt, gelang es dem Stieglitz mit Hilfe seines spitzen Schnabels, die begehrte Nahrung aus dem äußerst dicken Filzreste herauszuholen, der sich noch zwischen den Früchten befand; die anderen Vögel mühten sich vergeblich ab (Dompfaff, Meisenarten, Sperling). Ferner halbierte ich einen Fruchtstand von oben nach unten, also in der Längsrichtung der Haare, wodurch einige Früchte zum Vorschein kamen. Jetzt konnten sämtliche Vögel die oberflächlich gelegenen Früchte herauspicken und verspeisen; zu den tiefergelegenen aber vermochte keiner wegen der dichtgedrängten Haare zu gelangen. Ebensolche Fruchtstände im Freien an eine Stelle gelegt, wo sich viele Vögel herumzutummeln pflegten (in die Nachbarschaft von Helianthus annuus), lieferten denselben Befund wie im Käfig. Es ist also augenscheinlich, daß die undurchdringbaren Haare den halbreifen Früchten wesentlichen Schutz gewähren.

Nach der Reife entführt der Wind die mit Flughaaren versehenen Früchte. Da sie ziemlich hart sind, können sie von vielen Vögeln nicht geöffnet werden. Außerdem weisen sie eine erdbraune Schutzfärbung auf, die sie unauffällig macht.

Überblicken wir noch einmal kurz die bis jetzt gewonnenen Ergebnisse! Sowohl bei Tragopogon wie bei Helianthus und Carlina sind die reifenden Früchte von so weicher Beschaffenheit, daß sie dem Schnabel der Körnerfresser nicht gewachsen sind; auch chemische Schutzeinrichtungen scheinen zu fehlen. Infolgedessen haben sich besondere Schutzorgane herausgebildet, bei Tragopogon der grüne Hüllkelch, bei Helianthus die in frischem Zustande haften bleibenden Blumenkronen, und bei Carlina der undurchdringliche Haarfilz. Man kann demnach von einem Tragopogon-Typus, von einem Helianthus-Typus und von einem Carlina-Typus sprechen.

Aber auch bei den genannten Pflanzen sind die Typen nicht ganz rein ausgeprägt. Bei Tragopogon schauen, besonders in älteren Stadien, an der Spitze des Hüllkelches aus einer kleinen Öffnung die Pappushaare heraus, auch können gleichzeitig an derselben Stelle noch vertrocknete Blütenreste sitzen; in gewisser Beziehung sind also auch die beiden anderen Typen vertreten, denn die verwelkten Blüten tragen ebenfalls zum Schutze bei, wenn auch nicht in dem Maße wie frische. Helianthus zeigt einen unvollkommen ausgebildeten Hüllkelch und erinnert dadurch an den Tragopogon-Typus. Carlina endlich besitzt häufig noch Überbleibsel der Blumenkronen, allerdings in vertrocknetem Zustande, welche auf den Helianthus-Typus hinweisen. Wollten wir gar die zum Schutze gegen Vögel unwesentlichen Spreublätter (Spreuborsten) bei Helianthus und den in der genannten Hinsicht ebenfalls bedeutungslosen Hüllkelch bei Carlina mitrechnen, so würden auch bei diesen Pflanzen alle drei Typen vorhanden sein; bei jeder Pflanze ist jedoch der eine Typus von ganz besonderer Wichtigkeit.

Ausgereifte Früchte haben bei allen drei Pflanzen eine beträchtliche Härte erlangt, die viele Körnerfresser abzuwehren vermag. Sie ist aber nicht immer so groß, daß Vögel mit besonders kräftigem Schnabel unbedingt ferngehalten würden. Damit im Zusammenhang sind die Früchte von Tragopogon und Carlina braun gefärbt und werden hierdurch auf der Erde unauffällig; Helianthus aber ist wegen der besonderen Größe auf synzoische Samenverbreitung eingerichtet.

Fragen wir uns nach der stammesgeschichtlichen Entstehung aller dieser schützenden Gebilde, so können wir mit einiger Wahrscheinlichkeit aussprechen, daß sie ein im Kampfe ums Dasein erworbenes Züchtungsprodukt der Vögel (und Säugetiere)

darstellen, wenn auch andere verletzend wirkende Umstände noch beigetragen haben mögen (Wind, Hagel, Regen).

Endlich möchte ich noch auf einen wichtigen Unterschied aufmerksam machen, der sich zu den fleischigen Früchten ergibt. Wir fanden im ersten Teile (l. c. p. 500) die unreifen Früchte hart und die reifen weich, also gerade die umgekehrten Verhältnisse zu den nichtfleischigen Samen und Früchten. Dieser Gegensatz der beiden Fruchtarten wird erklärlich, wenn man ihr Verhalten zu den Vögeln und Säugetieren sowie ihre sonstige Organisation erwägt; die nichtfleischigen Samen sind ja während der Reife in den Fruchtknoten eingeschlossen, während die fleischigen Früchte leichter zugänglich sind.

Ganz ähnlich wie bei Tragopogon sind die Schutzeinrichtungen gegen Vogelfraß bei den meisten Compositen beschaffen, deren Blütenkörbe nur Zungenblüten enthalten, z. B. bei Scorzonera humilis und hispanica, Taraxacum officinale, Leontodon hispidus, Crepis biennis, Hieracium pilosella, Lactuca perennis, Cichorium intybus, Lampsana communis und vielen anderen Pflanzen. Die Fruchtstände aller dieser Gewächse sind also während der Reife von einem grünen Hüllkelche umgeben; zu erwähnen ist aber auch hier, daß an der Spitze überall der Pappus mehr oder weniger herausragt, also auch mitwirken kann, außer natürlich bei Cichorium und Lampsana, deren Früchte überhaupt keine Haarkrone haben. Gewöhnlich bleiben auch die vertrockneten Blütenreste eine Zeitlang auf dem Fruchtstande zurück.

Bei Versuchen mit isolierten halbreifen Früchten aller genannten Pflanzen wurden sie von sämtlichen Versuchstieren gern und mühelos genommen; auch die übrigen von Tragopogon bekannten Experimente lieferten dieselben Befunde.

Nach der Reife öffnen sich überall die Hüllen weit und die Früchte werden vom Winde davongeweht. Versuche mit solchen reifen Früchten ergaben nur bei den Scorzonera-Arten genügende Widerstandskraft gegen den Vogelschnabel. Taraxacum und die übrigen Früchte fielen allen verwendeten Tieren (Dompfaff, Stieglitz, Meisenarten) verhältnismäßig leicht zum Opfer; auch in der Natur werden sie massenhaft von Körnerfressern vertilgt, besonders im Winter, wo aber auch eine Schneedecke Schutz gewähren kann. Trotzdem weiß jeder, daß gerade die genannten Pflanzen zu unseren gemeinsten Unkräutern gehören. Das liegt daran, daß die Früchte

von der Pflanze in großen Mengen erzeugt werden und ausgezeichnete Flugorgane besitzen, wodurch sie weite Verbreitung finden und einzeln zu liegen kommen. Da sie außerdem klein sind und eine braune Farbe haben, können sie auf dem Erdboden nicht leicht entdeckt werden und entgehen so häufig der drohenden Vernichtung. Eine ähnliche Färbung sahen wir zwar auch bei Tragopogon, aber diese Pflanze hat größere Früchte, welche der Gefahr des Auffindens durch Vögel viel leichter preisgegeben sind als die winzigen Früchte von Taraxacum usw.; deshalb braucht Tragopogon einen erhöhten Schutz durch die harte Fruchtschale. — Auf diesen Schutz, welcher gewissen Samen und Früchten durch geringe Größe und unscheinbare Farbe gegen Vogelfraß gewährt wird, hat bereits MARLOTH[1]) kurz hingewiesen.

An den Helianthus-Typus schließen sich viele strahlenblütige Compositen an, also solche, welche am Rande Zungenblüten und in der Mitte Röhrenblüten tragen. Versuche stellte ich zunächst an mit Chrysanthemum leucanthemum, Bellis perennis, Arnica montana und Achillea millefolium; nähere Erläuterungen sind für diese Pflanzen zwecklos, weil die Beobachtungen wegen der Kleinheit der Blüten und Früchte nicht immer mit der gewünschten Sicherheit geführt werden konnten. Jedenfalls ergab sich kein Widerspruch zu den bisherigen Befunden.

Vor der Reife also sind die eben aufgezählten Pflanzen wie Helianthus durch unverwelkte Blumenkronen überdeckt; bei Achillea spielt der Hüllkelch wegen seiner besseren Ausbildung eine größere Rolle als bei Helianthus. Die reifen Früchte weisen die bei Taraxacum geschilderten Schutzeinrichtungen auf: massenhafte Erzeugung, geringe Größe und unscheinbares Aussehen.

Hervorheben möchte ich noch, daß Arnica und Achillea trotz ihres starken Geruches und Geschmackes, welche durch ätherische Öle bedingt werden, den Versuchstieren ebenso angenehm waren, wie alle anderen Früchte.

Zuverlässige Ergebnisse erhielt ich infolge der Größe der Fruchtstände bei Rudbeckia laciniata und Anthemis nobilis. Beide sind ähnlich wie Helianthus gebaut, enthalten aber, be-

1) MARLOTH, Über mechanische Schutzmittel der Samen gegen schädliche Einflüsse von außen. (Englers botanische Jahrbücher 1883 p. 256.)

sonders Rudbeckia, einen nach oben gewölbten Blütenboden, auch sind die Spreublätter wichtiger als bei der Sonnenblume. Die reifenden Fruchtstände ermöglichten dieselben Wahrnehmungen und Versuche wie Helianthus; die ausgereiften Früchte scheinen aber nicht synzoisch verbreitet zu werden, sondern nur genügende Härte zu besitzen, die jedoch immerhin noch reichen Vogelfraß zuläßt und deshalb eine Schutzfärbung nötig macht. Bei Rudbeckia konnte ich auch Versuche im Freien mit Sumpfmeisen vornehmen: sie gelangen aber nicht so gut wie bei der Sonnenblume.

Den Carlina-Typus zeigt außer Carlina acaulis natürlich noch Carlina vulgaris. Im übrigen wüßte ich keine Pflanze, die sich genau ebenso verhielte; vielmehr kehrt dieser Typus bei anderen Gewächsen nur mit gewissen größeren Abweichungen wieder.

Alle anderen Compositen sind mit Schutzeinrichtungen ausgerüstet, welche eine Kombination der drei Typen darstellen; natürlich kann der eine gegenüber den beiden anderen zurücktreten oder auch ein einziger vorherrschen.

Was zunächst die Centaurea-Arten anbelangt, so finden wir eine Hülle von anderer Form und Farbe, aber derselben Bedeutung wie bei Tragopogon. Sie besteht aus zahlreichen kleinen, derben, aber in der Regel nicht stechenden Blättchen, die sich dachziegelartig decken und den fast runden Fruchtstand umschließen. Die Einzelblättchen sind fest aneinander gefügt, sehen im Gegensatze zu Tragopogon bräunlich oder nur teilweise grünlich aus und können völlig ausgetrocknet sein. Nach oben zu ist die Hülle niemals ganz geschlossen, sondern stets treten verwelkte Blütenkronen hervor, unter denen sich dichtgedrängte Spreuborsten und Flughaare anhäufen; diese Blüten und Haare sind zum Schutze gegen Vogelfraß nicht unwesentlich.

Den halbreifen Fruchtständen mit Hülle vermögen die Vögel weder im Freien noch im Käfige etwas anzuhaben, da die Hülle sehr widerstandsfähig ist. Nur bei der ausländischen großen Art Centaurea pulchella kann man im Garten oft Sumpfmeisen beobachten, welche sich auf die Pflanzen setzen, die halbreifen Früchte zwischen den Blütenresten mit großer Mühe herausklauben und dann weiter nach Meisenart mit ihnen verfahren, wie ich oben bei der synzoischen Verbreitung von Helianthus schilderte.

Im Käfig experimentierte ich meist mit Centaurea pulchella, häufig auch mit C. jacea und C. scabiosa; als Versuchs-

tiere wählte ich Dompfaff und Stieglitz. Freigelegte halbreife Früchte wurden sofort verzehrt; Fruchtstände, von welchen ich die Schutzhülle und Flughaare sowie Spreuborsten mittels der Schere soweit entfernt hatte, als erforderlich war, um die Früchte zugänglich zu machen, wurden sofort und mühelos ihres Inhaltes beraubt. Beide Versuche konnte ich auch mit gutem Erfolge draußen im Freien wiederholen. Die isolierten Früchte legte ich einfach auf den Boden und die Veränderung des ganzen Fruchtstandes nahm ich an der Pflanze selbst vor; bereits nach wenigen Stunden waren alle sichtbaren halbreifen Früchte verschwunden. Interessant waren auch solche Versuche, bei denen nur eine einzige Schutzeinrichtung soweit als nötig beseitigt war, z. B. nur die Hülle, oder nur die Blütenreste, oder nur die Spreuborsten und Flughaare. In allen Fällen wurden die Früchte schneller abgeholt als bei völlig unverletzten Schutzeinrichtungen, und langsamer, als wenn sie sämtlich abgeschnitten waren. Als Zeitdauer ergaben sich einige Stunden bis mehrere Tage.

Bei solchen Fruchtständen, welche ich der Länge nach halbiert hatte, konnten natürlich nur die oberflächlich gelegenen Früchte gefressen werden, weil die zahlreichen Haare sich hindernd in den Weg stellten, und zwar vermochte der Stieglitz wegen seiner Schnabelbeschaffenheit wie immer etwas tiefer einzudringen als der Dompfaff. Die spitzen Haare und Borsten[1]) schreckten die Tiere in keiner Weise ab, ebensowenig wie bei allen anderen Pflanzen, wo solche vorkommen; sie nahmen sie vielmehr mit den Früchten ohne Zögern in den Schnabel und bewegten sie darin hin und her, spuckten sie dann aber als ungenießbar mit den Fruchtschalen wieder aus. — Bei Cent. scabiosa gelang es dem Stieglitz, die halbierten Fruchtstände völlig auszuplündern, weil hier die Borsten nicht so zahlreich sind als bei C. pulchella.

Nach der Reife klafft die Hülle weit auseinander. Experimente mit reifen Früchten ließen den Schluß zu, daß die größere Art wie Tragopogon eingerichtet ist, die kleineren aber sich wie Taraxacum verhalten.

Ähnliche Kombinationen der drei Schutzeinrichtungen treffen wir wieder bei Onopordon acanthium, Alfredia cernua, Notobasis syriaca und Silybum marianum. Da diese Pflanzen

1) Vgl. Teil I, p. 477—480.

sämtlich ziemlich große Früchte besitzen, sind sie zu Versuchen gut brauchbar, obgleich sie z. T. nicht bei uns einheimisch sind.

Die reifenden Früchte finden bei allen genannten Gewächsen unter einer Hülle Schutz, die aus mehreren Reihen von spitz auslaufenden, stechenden Blättern zusammengesetzt ist; am größten sind diese Blätter bei Silybum. Die Hülle hat überall eine derbe Beschaffenheit und ist grün gefärbt bei Silybum und Notobasis, anfangs grün, später aber braun und vertrocknet bei Onopordon und Alfredia. Ganz oben ist, wie gewöhnlich, eine Öffnung vorhanden, welche durch senkrecht stehende Flughaare oder Spreuborsten verdeckt und an der Spitze durch verwelkte Blütenreste gekrönt wird. Nicht immer brauchen Spreuborsten und Flughaare gleichzeitig da zu sein, sondern können sich gegenseitig vertreten; z. B. fehlen die Spreuborsten bei Onopordon. Alfredia hat die unteren Hüllblätter bereits während der Fruchtreife nach abwärts geschlagen; infolgedessen tritt hier die Hülle in den Hintergrund gegenüber den reichlichen Überbleibseln der Blüten. Für die anderen Pflanzen ist wiederum die Hülle die Hauptsache.

Mit allen genannten Pflanzen konnte ich bei den halbreifen Fruchtständen sämtliche von Centaurea her bekannten Experimente mit demselben Erfolge nochmals vornehmen; sämtliche dort gegebenen Schilderungen wären hier Wort für Wort zu wiederholen. Besonders schön gelangen auch die Versuche im Freien, da die halbreifen Früchte der aufgezählten Pflanzen im botanischen Garten zu Jena für viele Vögel, besonders Stieglitz und Sumpfmeise, eine begehrte Speise bilden[1]). Die Tiere können nicht durch die Hüllen hindurchdringen, sondern müssen die Früchte von oben her mühsam zwischen den dort vorhandenen Hindernissen herausholen. Selbstverständlich sind hierzu nur Vögel mit spitzen Schnäbeln geeignet, nicht also z. B. der Dompfaff. Der Stieglitz gibt sich abermals durch die Art, die Früchte zu verzehren, als Spezialist zu erkennen, indem er sie gleich an Ort und Stelle mittels seines kräftigen Schnabels aufknackt, während die Meisen sie nach einem ungestörten Platze forttragen und mit dem Schnabel unter großen Anstrengungen aufhämmern müssen. Hinweisen möchte ich auch darauf, daß jede Änderung am Fruchtstande, welche ich durch die Tätigkeit der Schere oder des

1) Der Stieglitz nährt sich im Herbste zeitweise nur von Distelsamen.

Messers verursachte, bei höher am Stengel befindlichen Fruchtständen von den Vögeln stets eher bemerkt wurde, als bei tieferliegenden, auch wenn beide Eingriffe in gleicher Weise vorgenommen worden waren. — Im Käfig konnte selbst der Dompfaff manchmal die Fruchtstände zerpflücken und entleeren, weil es ihm hier freistand, sie in die für ihn geeignetste Lage zu bringen. — Die stechenden Borsten übten keinen Einfluß auf die Vögel aus.

Bei völliger Reife öffnen sich die Hüllen, und die jetzt braun oder schwarz gefärbten Früchte fliegen unter Zurücklassung der Spreuborsten davon, soweit sie Flugorgane tragen. Ihre Härte ist nicht unbeträchtlich; daher konnten sie von den meisten Vögeln (z. B. Dompfaff, Sperling, Edelfink) überhaupt nicht bewältigt werden. Andere Tiere dagegen (z. B. Stieglitz und Sumpfmeisen) vermochten ihnen auf die ihnen eigentümliche Art mit großer Mühe beizukommen, aber auch diese Tiere fraßen bei gleichzeitiger Vorlage von reifen und halbreifen Körnern die letzteren zuerst. Weil die Früchte groß und nahrhaft sind, besonders Silybum und Notobasis, dürften sie z. T. auch synzoisch verbreitet werden, doch weisen die Flugapparate und Schutzfarben darauf hin, daß diese Art der Verbreitung hier weniger wertvoll ist als bei Helianthus.

Auch die Lappa- und Cirsium-Arten besitzen einen ähnlichen Grundbau, obwohl im einzelnen manche Abweichungen vorkommen. Experimente im Käfige brachten bei halbreifen und reifen Fruchtständen mit oder ohne Hülle nichts Neues. Die Hülle gleicht in der Gestalt bei Cirsium der von Centaurea, bei Lappa der von Onopordon; bei Cirsium sind die Haare äußerst wichtig, bei Lappa aber für den Schutz ohne Bedeutung. — Versuche in der Natur waren bei diesen Pflanzen nicht möglich, weil ich selten Gelegenheit hatte, einen Vogel auf ihnen zu beobachten.

Kleinere Compositen zog ich ebenfalls vielfach zu Experimenten heran. Es erübrigt sich, sie hier genau zu schildern, zumal bei der geringen Größe der Fruchtstände wie auch der Einzelfrüchte die Wahrnehmungen nicht als untrüglich gelten können. Wahrscheinlich wirken bei allen Korbblütlern während der Reife dieselben drei Schutzeinrichtungen, die wir bei den größeren Pflanzen kennen gelernt haben, also die grüne oder andersfarbige

Hülle, frische oder vertrocknete Blumenkronen und Spreu- oder Flughaare. Jedenfalls ließen sich die Versuchstiere bei den von mir untersuchten Pflanzen, die hier nicht alle aufgezählt zu werden brauchen, in Übereinstimmung mit früheren, schon im ersten Teile gewonnenen Ergebnissen niemals durch chemische oder mechanisch verletzende Einrichtungen davon abhalten, die Fruchtstände mit dem Schnabel zu zerpflücken.

Endlich möchte ich noch auf einen neuen Umstand aufmerksam machen, der nicht nur für kleine Compositen, sondern für alle niedrigen Pflanzen sehr wichtig ist. Vergeblich hält man draußen in der Natur Umschau nach Vögeln, welche die Samen und Früchte kleiner Gewächse an der Mutterpflanze selbst plündern, obwohl im Käfig dieselben Vogelarten sehr gern an solches (unreifes) Futter gehen. Das mag, wie schon früher einmal kurz angedeutet, außer auf der grünen Farbe zum guten Teile wohl darauf beruhen, daß die Samen und Früchte häufig am Ende eines dünnen, schwankenden, nicht tragfähigen Stengels stehen, auf dem sich ein Vogel gewöhnlich gar nicht niedersetzen kann, ein Grund, der im Käfig natürlich wegfällt. Das Tier müßte sich also, wenn es draußen vor der Reife die Samen und Früchte erbeuten wollte, an einer Stelle schwebend in der Luft erhalten; zu dieser schwierigen und mühsamen Anstrengung liegt in einer Jahreszeit gar kein Grund vor, die an anderer, leichter erreichbarer Nahrung Überfluß hat, wie es ja während der Fruchtreife tatsächlich der Fall ist.

Die reifen Samen und Früchte von kleinen Pflanzen, speziell von Compositen, scheinen alle durch unansehnliche Farbe, geringe Größe, massenhafte Erzeugung und gute Verbreitungseinrichtungen den unbefugten Vogelfraß auf ein solches Maß herabzusetzen, daß ihre Existenz gesichert ist. Sie stellen wegen der Unzuverlässigkeit dieser Schutzmittel besonders im Winter den größten Teil der Nahrung unserer Körnerfresser dar, die gerade dadurch zu eifrigen Vertilgern der lästigen Unkräuter werden. Ist aber die Erde von einer zusammenhängenden Schneedecke verhüllt, so sind die Körner nicht auffindbar und viele Wintervögel gehen durch Hunger zugrunde.

Ehe wir zu den Dipsaceen übergehen, möchte ich der Vollständigkeit halber kurz auf eine Frage zu sprechen kommen, die schon häufig erörtert worden ist. Mehrere Pflanzen aus verschiedenen Familien besitzen Früchte, welche eine gewisse Ähn-

lichkeit mit den Larven einiger Insekten haben. Von Compositen zeigt Calendula officinalis neben „Windfrüchten" zur Verbreitung durch den Wind, und „Hakenfrüchten" zur epizoischen Verbreitung durch Tiere noch „larvenähnliche Früchte", die den Mikrolepidopterenraupen gleichen.

Lundström[1]), Ludwig[2]) und andere Forscher glauben, daß diese merkwürdige Einrichtung mit der Art der Samenverbreitung zusammenhängt. Sie soll außer bei anderen Tieren (Ameisen, welche die Früchte vielleicht für eigene Larven halten) besonders die Aufmerksamkeit von insektenfressenden Vögeln erregen. Die Früchte sollen aufgenommen werden und wegen ihrer großen Widerstandskraft den Verdauungskanal unbeschädigt verlassen.

Raupen werden von Weichfressern verzehrt. Wenn also Calendula von Vögeln gefressen würde, so müßten die Früchte wenigstens teilweise fleischig sein. Weiche Teile sind aber bei Calendula nirgends zu entdecken, also ist die Wahrscheinlichkeit ihrer Vertilgung durch Weichfresser von vornherein gering.

Ludwig (l. c. p. 357) erwähnt Versuche von Battandier, wonach neben Hühnern und Enten auch Drosseln nicht an solches Futter gingen. Bei Versuchen, die ich mit Calendula arvensis (halbreif) vornahm, ließen Amseln und Meisenarten die Früchte völlig unberücksichtigt. Auch im Freien konnte ich niemals Vögel in der Nähe der zahlreichen und leicht sichtbaren Calendula-Arten sehen.

Eher wäre an solche Körnerfresser zu denken, welche gelegentlich auch Insekten als Leckerbissen mit verzehren (vgl. Teil I, p. 451). Hier liegt aber wieder die Gefahr vor, daß bei den gut entwickelten Verdauungsorganen die Früchte ihre Keimfähigkeit einbüßen. Experimente mit dem Dompfaff im Käfig bestätigten diese Vermutung; er fraß sogar außer den larvenähnlichen Früchten noch Teile der anderen Fruchtarten mit, soweit sie nicht zu hart waren. Alle Früchte wurden gänzlich verdaut. Mehrere Grünfinken verhielten sich als reine Körnerfresser ganz ablehnend.

In unseren Gegenden scheint also diese Raupenähnlichkeit für Vögel belanglos zu sein. Um sichere und endgültige Beobachtungen zu erzielen, müßte man die Versuche in der Heimat

---

1) Lundström, Einige Beobachtungen über die Biologie der Frucht. Upsala 1885.

2) Ludwig, Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. Stuttgart 1895, p. 357 ff.

der Pflanze anstellen; vielleicht würden sich dort mit anderen Vogelarten brauchbare Resultate ergeben.

Am Schlusse des Abschnittes über die Compositen sind noch einige Spezialschriften über die Fruchtschale dieser Pflanzen zu zitieren, welche ja besonders für die reifen Früchte als Schutzeinrichtung gegen Vogelfraß von größter Wichtigkeit ist: Heineck, Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues der Fruchtschale der Compositen. Diss., Leipzig 1890, und Loose, Die Bedeutung der Frucht- und Samenschale der Compositen für den ruhenden und keimenden Samen. Diss., Berlin 1891. (Botanisches Zentralblatt, Beihefte 1892.)

An die Compositen schließt man am besten die nahe verwandte Familie der Dipsaceen an. Bei ihnen bleiben die Blüten auf den reifenden Früchten nicht erhalten, auch sind letztere nicht durch eine gemeinsame Hülle[1]) oder einen Haarfilz verborgen; wohl aber wird jede Frucht durch einen flach ausgebreiteten, häutigen Einzelhüllkelch, einen sogenannten „Außenkelch", gekrönt. Bei Scabiosa columbaria stehen diese Gebilde so dicht beisammen, daß sie die Früchte völlig unsichtbar machen. In der freien Natur scheint der grünlich gefärbte Außenkelch für die genannte Pflanze als Schutzeinrichtung während der Fruchtreife zu genügen, denn Vogelfraß ist an ihr nicht wahrnehmbar.

Halbreife Köpfe von Scabiosa columbaria, dem Dompfaff oder Stieglitz vorgelegt, wurden trotz der Außenkelche sofort von beiden Vögeln mit dem Schnabel zerstückelt und gern sowie vollständig ausgefressen; die Außenkelche waren selbstverständlich ungenießbar, ebenso die weichen Spreublättchen des Blütenbodens. Im Käfige also, wo die Tiere besser an den Fruchtstand heran können, bietet der Außenkelch nicht mehr hinreichenden Schutz.

Die Dipsacus-Arten haben ebenfalls Außenkelche, aber zwischen ihnen ragen die langen, stacheligen Spreublätter weit hervor und gewährleisten einen erhöhten Schutz. Halbreifen Fruchtständen von Dipsacus pilosus vermochte im Käfig der

1) Eine grüne, allen Blüten gemeinsame Hülle ist zwar vorhanden, aber sie steht fast horizontal vom Stengel ab.

Stieglitz, weniger gut auch der Dompfaff beizukommen, solchen von Dipsacus laciniatus wegen der besonders langen und starren Borsten nur der Stieglitz. Andere Vögel, z. B. Meisenarten und Grünfink, konnten überhaupt nicht zu den Früchten gelangen. — Im Freien bleiben die Pflanzen unbehelligt. Nur den Stieglitz kann man häufig sehen, wie er sich als Spezialist auf den Köpfen niederläßt und mit seinem spitzen Schnabel die Früchte zu erbeuten weiß.

Reife Früchte sitzen nur noch locker zwischen den Spreuborsten und warten, bis sie durch einen tüchtigen Windstoß herausgeschüttelt werden; währenddessen holt der Stieglitz ebenfalls noch manches Korn ab. Als Flugorgan dient der Kelch, welcher die leichten Früchte weit davon trägt. Sie besitzen keine besondere Härte, sondern sind durch braune Farbe geschützt; die Pflanze entgeht der Vernichtung dank ihrer massenhaften Erzeugung. Jeder Körnerfresser verzehrt sie gern, weshalb sie in dem für diese Tiere bestimmten, käuflichen Futter enthalten zu sein pflegen.

2. Versuche mit Gramineen und Cyperaceen.

Wie die Compositen haben auch die Gramineen viel unter Tierfraß, speziell Vogelfraß, zu leiden.

Die Früchte unserer Getreidearten entwickeln sich im Schutze von grünen, häutigen Blättern, die man bekanntlich als „Spelzen“ bezeichnet. Solange die Früchte durch diese Hülle vor den Blicken ihrer Feinde sicher sind, bleiben sie weich; erst mit zunehmender Reife erhärten sie und können endlich ohne Nachteil ihr Versteck verlassen.

Freigelegte unreife (noch ganz grüne) und halbreife (schon gelblich gefärbte) Früchte von Secale cereale, Hordeum sativum, Avena sativa und Triticum vulgare wurden von Stieglitz, Dompfaff und Feldsperling bereitwillig aufgenommen; dabei wurden die halbreifen Körner im allgemeinen den unreifen vorgezogen, wahrscheinlich weil sie bereits mehr Nährstoffe enthalten und eine derbere Beschaffenheit haben. — Auch bei Vorlage ganzer (abgepflückter) Ähren derselben Pflanzen konnten die Früchte ohne besonderen Kraftaufwand zwischen den Spelzen hervorgeholt und verzehrt werden, wobei sich Stieglitz und Feldsperling geschickter erwiesen als der Dompfaff. In der freien Natur dürften die Ähren nicht so großer Gefahr ausgesetzt sein,

weil sie schwerer auffindbar und wegen der senkrechten Stellung und schwankenden Bewegung der Halme viel unzugänglicher sind.

Ausgereifte Roggen-, Gerste-, Hafer- und Weizenkörner sind hart genug, um den Schnabelkräften vieler Vögel zu widerstehen. Sie scheinen synzoisch durch Vögel und Säugetiere verbreitet zu werden, während bei ihren Vorfahren durch die damals viel derberen, nicht abfallenden Grannen ein epizoisches Fortschleppen[1]) möglich gewesen sein kann.

Bei Versuchen mit solchen reifen Früchten waren alle Versuchstiere nur selten und bei großem Hunger imstande, ihnen beizukommen; die Sperlinge bewältigten nicht ein einziges Korn. Nach dem Aufweichen in Wasser dagegen ließen die Vögel nur wenige Reste übrig, woraus hervorgeht, daß allein die Härte, nicht aber auch chemische Einrichtungen in Frage kommen. — Reife, unzerkleinerte Ähren wurden vom Dompfaff und Sperling nach einigen vergeblichen Bemühungen nicht wieder angerührt, vom Stieglitz infolge seines leistungsfähigeren Schnabels völlig zerpflückt, doch blieben auch bei letzterem die Körner unbeschädigt.

Bemerkenswert ist noch, daß sich bei allen Versuchen kein Vogel durch die stacheligen Grannen mancher Getreidearten, welche für den Fruchtstand anderen Tieren gegenüber als Schutzorgane wirksam sind, in merklicher Weise beeinflussen ließ; natürlich wurden die Spelzen und Grannen nicht mit verzehrt. Auch Schmid[2]) führt an, daß manche Vögel sogar die lang begrannten Gerstenähren keineswegs verschonen; allerdings würden entgrannte Ähren gründlicher vernichtet.

Leider waren die Sperlinge nur kurze Zeit frisch und munter zu erhalten, so daß die sich auf sie beziehenden Beobachtungen nicht als ganz einwandfrei gelten können.

Draußen im Freien kann man häufig wahrnehmen, wie Getreideäcker durch Spatzen und andere Vögel geplündert werden, hauptsächlich Felder mit Weizen und Gerste. Bei näherer Untersuchung zeigt sich dann, daß die Tiere nur an halbreife Feldfrüchte gehen; sie allein sind ja noch nachgiebig genug und enthalten trotzdem eine große Menge Nahrung aufgespeichert. Reife Körner dürften im allgemeinen nur zur Zeit der Not begehrt sein

---

1) Hildebrand, Die Verbreitungsmittel der Pflanzen, p. 122—123.

2) Schmid, Bau und Funktionen der Grannen unserer Getreidearten. Botanisches Zentralblatt 1898, IV, p. 328.

(Kornspeicher im Winter). Im botanischen Garten zu Jena überspannt man die Getreidearten mit einem großen Netze, solange sie im Ausreifen begriffen sind; nach der Reife aber wird das Hindernis entfernt, ohne daß eine Gefahr für die Körner einträte.

Interessant ist auch die bekannte Tatsache, daß die wichtigste Winternahrungsquelle für Sperlinge, Haubenlerchen, Goldammern und andere Vögel in den Pferdeexkrementen besteht, aus denen sie die unverdauten Haferkörner herauslesen. Durch den Aufenthalt im Körper des Pferdes sind die Früchte weicher und für die Tiere genießbar geworden. Die Bedeutung dieser Futterart ist so groß, daß die Sperlinge dem Vordringen der Pferde in die Ortschaften gefolgt sind; daher gibt es auch heute noch in einigen abgelegenen Dörfern keine Spatzen, weil dort keine Pferde zur Verwendung kommen.

Vögel, denen reife Getreidekörner zur täglichen Nahrung dienen, z. B. Hühner und Tauben, besitzen Gegenanpassungen an die Härte der Früchte und sind deshalb als Spezialisten zu bezeichnen.

Aber nicht alle Gramineen verhalten sich wie die Getreidearten. Die Früchte der mittelgroßen Gräser können nicht nur vor völliger Reife genossen werden, sondern bilden oft auch ausgereift ein beliebtes Futter unserer Körnerfresser. So enthält das gewöhnliche „Waldfutter“ (vgl. Teil I, p. 490) neben anderen Samen und Früchten auch Phalaris canariensis und Panicum miliaceum (Hirse). Bei Versuchen im Käfig fanden Setaria italica, S. viridis, Digitaria sanguinalis und Phalaris arundinacea bei allen Versuchsvögeln (Dompfaff, Stieglitz, Sperling) großen Anklang, und zwar sowohl halbreif, wie auch ganz reif; ebenso können auch geeignete Beobachtungen im Freien diesen Befund leicht bestätigen. Fraglich ist, ob die genannten Früchte halbreif lieber verzehrt werden als reif; sie treten jedoch massenhaft auf, sind nur von mäßiger Größe und besitzen unscheinbare Farben. Vor der Reife gewähren ihnen die bei den Getreidearten geschilderten Einrichtungen genügenden Schutz.

Die Früchte der kleinen Gräser haben manche Ähnlichkeit mit Taraxacum. Sie fallen also reif in großer Anzahl den Körnerfressern zum Opfer, besonders wenn ihnen der Tisch sonst nicht reich gedeckt ist; wegen ihrer ungeheuren Anzahl, geringen Größe und ihres unauffälligen Aussehens bleibt

aber doch eine so reichliche Anzahl am Leben, daß die aus ihnen hervorgehenden Pflanzen große Teile der Erde bedecken.

Entsprechende Verhältnisse wie die Gramineen zeigen die Cyperaceen. Auch bei diesen Pflanzen reifen die Früchte im Schutze von Spelzen. Besonders interessant sind die Carex-Arten, deren Fruchtknoten bekanntlich noch von einem schlauchförmigen Vorblatt, dem Utriculus, umgeben ist.

Zu Experimenten verwandte ich Carex vesicaria, C. riparia und C. panicea, als Versuchstiere Stieglitz und Dompfaff. Geschälte Früchte wurden halbreif und reif gern verspeist. Bei nicht geschälten Früchten in halbreifem Zustande zögerten die Tiere etwas, öffneten dann die Hüllen und fraßen den Inhalt unter Zurücklassung von Utriculus und Spelzen. Ganz ausgereifte Früchte verzehrten sie nur zum Teil; sie sind zwar nicht besonders hart, aber nur mittelmäßig groß, sehr zahlreich und von brauner Farbe. Trotzdem müssen auch diese Pflanzen der Tierwelt ihren Tribut zahlen, indem ein großer Teil den Körnerfressern als willkommene Nahrung dient.

3. Versuche mit Umbelliferen.

Ganz andere Einrichtungen als bei den bis jetzt untersuchten Familien finden wir bei den Umbelliferen. Äußerlich allerdings ist weder bei den reifen noch bei den halbreifen oder unreifen Früchten etwas zu entdecken, was auf wesentliche Unterschiede gegenüber anderen Familien schließen ließe. Aber schon Stahl[1]) hat darauf hingewiesen, daß sie in keinem Entwicklungszustande von Vögeln gefressen werden, obwohl ihre Stellung für den Anflug der Tiere sehr günstig ist. Nur die großen Formen (Heracleum, Pastinaca usw.) werden von Vögeln aufgesucht, aber nicht etwa von Körnerfressern, sondern von Weichfressern, welche die reifenden Früchte unberührt lassen und lediglich den die Blüte bestäubenden Insekten nachstellen, sowie später nach Blattläusen und ähnlichen Kerbtieren fahnden.

Auch experimentell hat Stahl diese Frage untersucht. Er zeigte, daß Sperlinge die Früchte von verschiedenen (reifen) Umbelliferen freiwillig nicht annahmen. Wenn sie ihnen aber aufgezwungen worden waren, so gingen die Tiere zugrunde, z. B. nach

1) Stahl, Pflanzen und Schnecken, p. 103.

dem Genuß von 10 Früchten von Archangelica officinalis, oder 5 Früchten von Carum carvi, oder 15 Früchten von Foeniculum officinale. Sie scheinen den Sperlingen also nicht nur widerwärtig zu sein, sondern auch äußerst giftig auf sie zu wirken.

Ebenso ist nach Versuchen von BRIQUET[1]) eine geringe Anzahl Früchte der für den Menschen angeblich nicht schädlichen Oenanthe pimpinelloides imstande, Sperlinge durch Vergiftung rasch zu töten.

In neuester Zeit kam SCHWARTZ[2]), der als Versuchstiere Goldammer, Grünfink, Buchfink, Hänfling, Zeisig, Girlitz, Stieglitz, Kanarienvogel und Kreuzschnabel gebrauchte, zu ähnlichen Ergebnissen bei (reifen) Früchten von Foeniculum officinale, Conium maculatum, Petroselinum sativum, Carum carvi, Pimpinella spec. und Daucus carota. Sämtliche Früchte wurden von allen Tieren völlig verweigert, einige waren gekostet worden, aber sofort fallen gelassen. Eine schädliche Wirkung konnte natürlich nicht eintreten, da die Vögel nichts zu sich genommen hatten.

Bei Versuchen, die ich mit Doldengewächsen anstellte, verwandte ich unter anderem unreife, halbreife und reife Früchte von Petroselinum sativum, Falcaria rivini, Aegopodium podagraria, Silaus pratensis, Anethum graveolens, Pastinaca sativa, Heracleum sphondylium, Laserpitium latifolium, Turgenia latifolia, Anthriscus silvestris und Coriandrum sativum. Sie wurden dem Dompfaff, Stieglitz, Feldsperling, Grünfink und Buchfink vorgelegt und sämtlich verschmäht, obgleich die reifenden Früchte bis auf Turgenia latifolia leicht zugänglich waren und die ausgereiften keineswegs besondere Härte aufwiesen. Zum Teil allerdings waren sie im Käfig verstreut worden; gewöhnlich bissen die Tiere erst einmal hinein (besonders der Dompfaff), ließen aber sofort, bisweilen mit allen Zeichen des Entsetzens, wieder davon ab und rührten nichts mehr an. Immerhin scheint es nicht ganz ausgeschlossen zu sein, daß der Dompfaff gelegentlich einmal bei großem Hunger das eine oder andere Korn verzehrte.

---

1) BRIQUET, Recherches anatomiques et biologiques sur le fruit du genre Oenanthe. Genève 1899.

2) SCHWARTZ, Beiträge zur Ernährungsbiologie unserer körnerfressenden Singvögel. Arbeiten a. d. Kaiserl. Biolog. Anstalt f. Land- u. Forstwirtschaft 1908, H. 4, p. 451 u. 458.

Man kann also nicht daran zweifeln, daß viele Umbelliferen-Früchte von den Körnerfressern tatsächlich in keiner Entwicklungsperiode trotz der scheinbar günstigen Bedingungen gefressen werden. Der Grund dieser auffälligen Tatsache liegt nach STAHL (l. c. p. 103) darin, daß die genannte Familie in den Ölstriemen sehr unangenehm schmeckende und riechende chemische Substanzen enthält, meist ätherische Öle.

Diese Ansicht ist sehr wohl vereinbar mit den im ersten Teile der vorliegenden Arbeit vorgenommenen Überlegungen über den Geschmackssinn der Vögel[1]), denn wenn auch betont werden mußte, daß er nur sehr wenig entwickelt sein kann, so wurde doch durchaus nicht behauptet, daß er vollständig fehlt[2]). Nebenbei möchte ich bei dieser Gelegenheit feststellen, daß der Geruchssinn der Vögel noch schlechter zu sein scheint als der Geschmackssinn, denn die Tiere lassen sich ja durch die ätherischen Öle nicht davon abhalten, Insekten von den Umbelliferen abzulesen.

Auch BRIQUET betrachtet die Sekretgänge in den Früchten der Doldengewächse als Schutzorgane gegen Vögel. Ebenso ist auch SCHWARTZ (l. c. p. 477 und 480—481) der Meinung, daß das Ergebnis seiner Fütterungsversuche mit Umbelliferen-Früchten durch ihren widerlichen Geschmack verursacht sei, und zwar sollen besonders die „unechten"[3]) Geschmacksempfindungen von Bedeutung sein.

Aber nicht alle ätherischen Öle wirken auf jeden Vogel abschreckend[4]). Bei einem anderen Anlasse erwähnte ich früher[5]) mehrere fleischige Früchte, die gewisse Vögel gern genießen, obgleich sie mit ätherischen Ölen versehen sind, z. B. Juniperus communis; nachzutragen ist noch Ribes nigrum. Daher wäre es denkbar, daß auch bei den Doldengewächsen einige Pflanzen in ihren Früchten solche ätherische Öle besitzen, gegen die manche Vögel unempfindlich scheinen. Unter den von mir verfütterten Pflanzen sind in dieser Beziehung zu nennen Daucus carota und besonders Eryngium campestre.

---

1) Teil I, p. 486—499.
2) Teil I, p. 494—495.
3) Vgl. Teil I, p. 498.
4) Insekten, auch dem Menschen, sind die ätherischen Öle der Blüten sogar angenehm.
5) Teil I, p. 483.

Daucus carota wurde von Dompfaff und Stieglitz halbreif verzehrt, wenn auch nur langsam, reif dagegen verweigert; die Stacheln und Haken an den Früchten bereiteten den Tieren keinerlei Schwierigkeiten. Bei Vorlage ganzer Fruchtstände von Eryngium campestre gelang es nur dem Stieglitz, die Früchte herauszuholen und hinunterzuschlucken; der Dompfaff hat einen für diesen Zweck zu plumpen Schnabel. Freigelegte, isolierte Früchte wurden halbreif und reif von beiden Vogelarten verspeist, die reifen allerdings wegen ihrer härteren Beschaffenheit nur allmählich.

Unwahrscheinlich ist es, daß die reifenden Früchte von Daucus carota ein anderes ätherisches Öl enthielten als die ausgereiften; jedenfalls werden die letzteren nur reichlicher mit diesem Stoffe versorgt sein als die ersteren. Vielleicht spielt bei der zeitlichen Verteilung der schützenden Substanz das Zusammenneigen der Früchte und ihrer Stiele zu einem vogelnestartigen Gebilde mit, das bekanntlich gerade bei der vorliegenden Pflanze eintritt und einen gewissen Schutz gegen Vogelfraß zu gewährleisten scheint. Nach der Reife ist die Dolde wieder flach ausgebreitet und gibt die Früchte allmählich ab, so daß jetzt ein erhöhter Schutz durch vermehrte Sekretabscheidung nötig ist.

Eryngium campestre erinnert in seinem ganzen Habitus an die Disteln. Die Laubblätter sind mit spitzen Zähnen bewaffnet, und ganz besonders dicht stehen die Stacheln um den Fruchtstand herum sowie zwischen den einzelnen Früchten. Nicht nur Säugetiere lassen sich durch diese Einrichtungen abhalten, sondern auch den Vögeln ist ein Vordringen bis zu den Früchten sehr erschwert, oft sogar unmöglich. Der Stieglitz mit seinem spitzen Schnabel gilt als Spezialist, wie wohl von früher her noch erinnerlich sein wird.

Sollen die ätherischen Öle tatsächlich als Schutzeinrichtung gegen Vögel wirken, so müssen die Früchte genießbar werden, wenn es gelingt, das Hindernis zu beseitigen. Man kann dieses Ziel durch „Auslaugen" der Früchte mit Alkohol erreichen, ein Verfahren, das bereits Stahl anwandte und p. 16 der wiederholt zitierten Arbeit beschrieben hat.

Reifende Früchte von Falcaria rivini, Aegopodium podagraria und Coriandrum sativum wurden (jede Art für sich) mehrere Tage lang mit Alkohol ausgelaugt und dann kurze

Zeit in dieser Flüssigkeit gekocht. Dann nahm ich die Früchte aus der Lösung heraus, spülte sie nochmals mit Alkohol ab und trocknete sie an der Luft bis zum völligen Verschwinden des Alkoholgeruches. Endlich brachte ich sie mit wiederholt erneuertem Wasser zum Aufquellen und legte sie dem Dompfaff und Stieglitz vor. Nach einigem, vielleicht durch die Änderung im Aussehen und in der Härte bedingten Zögern — die grünen, weichen Früchte waren gelblich braun und härter geworden — wurden alle Früchte langsam vertilgt; nur von Falcaria rivini blieben wenige Stück übrig.

Ferner weichte ich in den Alkoholextrakten von Aegopodium und Coriandrum, welche intensiv nach der betreffenden Pflanze rochen und schmeckten, das gewohnte „Waldfutter" der Körnerfresser einen halben Tag lang ein und ließ dann den Alkohol verdunsten; viele Körner hatten den betreffenden Geruch und Geschmack angenommen. Dompfaff, Stieglitz und Buchfink bekamen die so behandelte Nahrung zusammen mit unveränderter; in allen Fällen fraßen sie zuerst die letztere, nach längerer Zeit aber auch einen Teil der ersteren. Man braucht sich nicht darüber zu wundern, daß die Verweigerung nicht vollständig war, denn der Alkoholextrakt enthielt vielleicht nicht so viel ätherische Öle als die Pflanze selbst und teilte sich jedenfalls dem Futter nur unvollständig mit; auch dürften die ätherischen Öle in ihrer Wirksamkeit allmählich nachlassen, da sie ja als flüchtige Substanzen nach einiger Zeit verschwinden.

Nach allen hier angestellten Erörterungen dürfte soviel sicher[1]) sein, daß den meisten ätherischen Ölen der Umbelliferen neben etwaigen anderen Funktionen[2]) die des sehr wirksamen Schutzes gegen unbefugten Vogelfraß zukommt. Ihr Fehlen wäre für die Früchte gewiß von großem Nachteil, besonders für die reifen, welche oft nicht hart genug sind, um den Mundwerkzeugen ihrer Feinde zu widerstehen, trotzdem aber häufig eine verhältnismäßig beträchtliche Größe erreichen.

---

1) Höchstens wäre es möglich, daß außer den ätherischen Ölen noch eine andere Substanz mitwirkte, die auch in Alkohol löslich wäre; zu dieser Annahme ist aber nach Lage der Dinge kein Grund vorhanden.

2) Schutzeinrichtungen gegen Fraß von Säugetieren und Schnecken (Stahl); vielleicht auch Schutzeinrichtung gegen zu große Erwärmung und Abkühlung (Tyndall). Man vgl. Stahl, l. c. p. 44—48.

Ob die ätherischen Öle der Früchte ihren stammesgeschichtlichen Ursprung lediglich der auslesenden Wirksamkeit der Vögel verdanken, erscheint einigermaßen fraglich, da auch alle anderen Teile der Doldengewächse von ätherischen Ölen durchtränkt sind.

4. Versuche mit Leguminosen.

Die Samen der Leguminosen sind während der Reife von der grünen, gewöhnlich derben Hülse schützend umgeben.

Zu Versuchen fanden folgende Schmetterlingsblütler Verwendung: Cytisus laburnum, Ononis spinosa, O. fructicosa, Melilotus albus, Trifolium pratense, Robinia pseudacacia, Astragalus glycyphyllus, Coronilla varia, Vicia faba, Lens esculenta, Pisum sativum und Phaseolus vulgaris. Als Versuchstiere benutzte ich meist Dompfaff und Stieglitz, gelegentlich auch Grünfink und Edelfink.

Aus den Hülsen herausgenommene oder innerhalb der Hülse freigelegte Samen wurden sämtlich sowohl halbreif wie unreif durch alle Vögel zurückgewiesen. Dabei hatte ich zu große Samen in kleinere, für den Vogelschnabel passende Stücke zerschnitten, so Pferdebohne, Erbse und Schnittbohne. Die Tiere kosteten zwar die lecker aussehende Masse, ließen sie aber wieder fallen, um sie dann gar nicht mehr zu beachten. Aufgezwungene Samen wurden wieder ausgespieen. — Bei Vorlage ganzer, noch nicht ausgereifter Hülsen machten sich die Vögel nur an die kleineren heran und öffneten sie, ohne aber die Samen zu vernichten, z. B. bei Ononis spinosa, O. fructicosa, Melilotus albus, Trifolium pratense, Coronilla varia und Lens esculenta; die Hülsen der übrigen Pflanzen wurden überhaupt nicht angerührt, da sie zu umfangreich waren. — Ebenso ablehnend verhielten sich die Tiere gegenüber allen reifen Samenkörnern.

Gelegentlich schienen sich Widersprüche einzustellen, besonders bei den kleineren Arten; sie erklären sich aus der Schwierigkeit der Beobachtung an solchen winzigen Samen und können hier unberücksichtigt bleiben. Der Dompfaff fraß auch einmal halbreife Linsen, ein andermal aber wieder nicht. Ganz unreife Erbsen und Bohnen wurden (ohne Hülse) angenommen; sie sagen auch dem Geschmack des Menschen besser zu als halbreife Samen und dienen bekanntlich unter dem Namen „grüne Erbsen“ und „grüne Bohnen“ als beliebte Speise.

Die Befunde bei diesen Experimenten sind zum Teil recht merkwürdig. Zwar ist es selbstverständlich, daß kein Tier den

großen und festen Hülsen mancher Papilionaceen beizukommen vermochte, so bei Astragalus glycyphyllus, Vicia faba, Pisum sativum und Phaseolus vulgaris. Ebenso konnte es den Vögeln unmöglich gelingen, solche reife Samen zu zerbeißen, die sich durch besondere Härte auszeichnen, so bei Cytisus laburnum, Ononis spinosa, Robinia pseudacacia, Astragalus glycyphyllus, Vicia faba, Lens esculenta, Pisum sativum und Phaseolus vulgaris. Ganz neu und unerwartet ist jedoch die Tatsache, daß die übrigen (kleineren) reifen Samen und sämtliche halbreifen verweigert wurden, obgleich sie leicht zu bewältigen sind und weder besonders scharf riechen noch schmecken, wenigstens unseren Sinnesorganen nach zu urteilen. Auch durch Aussehen und Form unterscheiden sie sich nicht wesentlich von anderen Samen und Früchten; daher wurden sie ja von den Tieren auch zunächst probiert und erst dann verschmäht.

Es ist daher zu vermuten, daß die Samen eine den Vögeln unangenehme Substanz besitzen. Ich versuchte, sie durch Auslaugen mit starkem Alkohol zu entfernen und verfuhr genau wie bei den Umbelliferen. Bisweilen ließ ich den Alkohol nicht einfach verdunsten, um dann die Samen in Wasser aufquellen zu lassen, sondern ersetzte den Alkohol durch Wasser, dieses durch neues Wasser usf.; dadurch blieben die Samen weich, während sie nach dem anderen Verfahren oft eine harte Beschaffenheit erlangten.

Diese Behandlung erfuhren die enthülsten Samen von Ononis spinosa, Melilotus albus, Astragalus glycyphyllus, Vicia faba (zerkleinert), Pisum sativum (zerkleinert) und Phaseolus vulgaris (zerkleinert). Darauf gab ich sie dem Dompfaff und Stieglitz. Das Ergebnis war sehr wechselnd; während die Erbsen und Bohnen jetzt ohne Umstände verzehrt wurden, nahmen die Tiere Ononis spinosa, Melilotus albus und Vicia faba nur zögernd und teilweise an, und Astragalus glycyphyllus wurde sogar auch jetzt noch gänzlich abgelehnt, selbst wenn das übrige Futter stundenlang entzogen worden war.

Eine Deutung dieser Versuche stößt auf große Schwierigkeiten, besonders auch, weil sich die einzelnen Pflanzengattungen so verschieden verhalten. Der so hartnäckig verweigerte Astragalus glycyphyllus war auch nach dem Auslaugen nachgiebig und dem menschlichen Geschmack durchaus zusagend. Möglicherweise enthalten diese Samen, ebenso vielleicht Ononis spinosa, Melilotus albus und Vicia faba, Stoffe, die den Vögeln widerlich sind, aber sich in Alkohol nicht lösen.

Weitere Untersuchungen durch Auslaugen mit anderen Flüssigkeiten habe ich nicht vorgenommen. Auch versuchte ich nicht weiter, die den Tieren unangenehmen Substanzen aufzufinden und zu isolieren. Ich glaubte von diesen verwickelten Fragen um so eher Abstand nehmen zu können, als sie ja für die vorliegende Aufgabe ohne Belang sind, denn als Schutzeinrichtung gegen Vogelfraß genügt vor der Reife die grüne Hülse vollständig. Sie verbirgt die Samen vor dem Auge der Vögel und ist häufig auch fest genug, um etwaigen Bissen der Tiere standzuhalten. Die reifen Samen aber besitzen oft große Härte und Schutzfärbung, die kleineren Arten die für sie charakteristischen Schutzeinrichtungen (vgl. Taraxacum).

Als Spezialisten möchte ich Krähen, Hühner, Tauben und andere Vögel nennen, welche reife Erbsen, Linsen, Wicken und ähnliche Samen in beträchtlicher Menge zu sich nehmen. Bei den reifen Hülsenfrüchten scheinen also die widerlichen Stoffe der unreifen verschwunden zu sein. Selbst wenn sie gegen irgendwelchen Tierfraß schützen sollten, sind sie ja auch überflüssig geworden, denn an ihre Stelle sind andere Einrichtungen getreten (Härte und Schutzfärbung).

Auch Schwartz[1]) hat mit (reifen) Samen von Leguminosen Versuche vorgenommen, die mir aber noch unbekannt waren, als ich die Frage zu ergründen suchte[2]). Von 23 verschiedenen Samenarten fraßen die oben p. 802 genannten neun verschiedenen Vogelarten nicht ein einziges Korn. Bei näheren Untersuchungen stellte sich heraus, daß Lupinus luteus, Astragalus glycyphyllus, Robinia pseudacacia, Laburnum vulgare, Colutea arborescens, Lathyrus silvester, latifolius und vernus, Vicia silvatica und Onobrychis viciaefolia zu hart waren. Die Samen der Klee- und Luzernearten (fünf Trifoliumarten, ferner Melilotus albus, Anthyllis vulneraria, drei Medicagoarten und zwei Lotusarten) konnten aber fast sämtlich leicht zerkleinert werden und hatten auch keinen deutlich wahrnehm-

1) Schwartz, l. c. p. 450, 451, 457, 458, 462, 478, 479 und 481.

2) Sämtliche Versuche des vorliegenden zweiten Teiles wurden zusammen mit denen des ersten Teiles in den Jahren 1907—1909 angestellt; ihre Zusammenstellung, Verwertung und Veröffentlichung war bis jetzt anderer dringender Arbeiten halber nicht möglich.

baren Geruch. Einen etwaigen schlechten Geschmack suchte SCHWARTZ durch Aufgüsse und Abkochungen (mit Wasser?) zu extrahieren. Die so gewonnenen Flüssigkeiten vermochten den Vögeln gern gefressenes Futter nicht zu verleiden; die aufgequollenen, weich gewordenen Samen selbst wurden gekostet, aber wieder beiseite geworfen und verschmäht. SCHWARTZ glaubt, daß ein beim Aufweichen der Klee- und Luzernearten entstandener klebriger Schleim die Vögel vom Zerbeißen und Schälen der Samen abhalten könnte und daß dadurch gleichzeitig eine „unechte" Geschmacksempfindung hervorgerufen würde (l. c. p. 481).

Von der Frage des Schleimes sprachen wir schon im ersten Teile (p. 479f.); er ist nicht imstande, Weichfresser am Verzehren der Beeren von Viscum album zu hindern. Bei den Klee- und Luzernearten aber handelt es sich um nichtfleischige Samen, die von den meisten Körnerfressern tatsächlich erst zerstückelt werden müssen, während ja Fleischfrüchte einfach unzerkleinert hinabgeschlungen werden. Die von SCHWARTZ ausgesprochene Meinung könnte also sehr wohl richtig sein, würde jedoch zur völligen Klärung weitere Experimente dringend erheischen. Wahrscheinlich gleiten die Schnabelschärfen von der schleimigen und schlüpfrigen Masse ab, ohne sie zerschneiden zu können, ähnlich wie STAHL von der Radula der Schnecken festgestellt hat (l. c. p. 83). Vielleicht treffen ähnliche Gründe auch für die bei meinen Untersuchungen zurückgewiesenen (weichen) Samen zu, besonders also für Astragalus glycyphyllus.

In neuester Zeit fand PEYER[1]), daß manche Leguminosen-Samen Schutzstoffe von unbekannter Zusammensetzung enthalten müssen; auch diese Versuche sind mir erst nachträglich bekannt geworden. Reife Linsen, Erbsen und Bohnen wurden von Mäusen und Kaninchen nicht verzehrt, selbst wenn PEYER die Härte der Samen durch Aufquellen in Wasser entfernt hatte. Alle genannten Samen sagten den Tieren erst zu, wenn sie gepulvert und mit absolutem Alkohol oder Äther ausgezogen worden waren; Behandlung mit 70%igem Alkohol oder sehr viel Wasser genügte nicht. Die gewohnte Nahrung der Tiere wurde durch Mischen mit den Rückständen aus den alkoholischen bzw. ätherischen Extrakten ungenießbar gemacht. — PEYER vermutet in den den Tieren unangenehmen Substanzen Stoffe flüchtiger Natur.

1) PEYER, Biologische Studien über Schutzstoffe. Dissertation, Jena 1911, p. 30—32.

Da viele reife Leguminosen-Samen groß und hart sind, dürften sie synzoisch durch Vögel und Säugetiere verbreitet werden, zumal manche Hülsenfrüchte auffällige Farben besitzen (weiße und bunte Bohnen; weitere Beispiele bringt LUDWIG, Lehrbuch der Biologie der Pflanzen, Stuttgart 1895, p. 374).

Manche Forscher, besonders FOCKE[1]) und BUCHWALD[2]), vertreten die sonderbare Ansicht, daß die Ausbreitung der Leguminosen-Samen durch umkommende Vögel erfolgt, so bei Erbsen, Bohnen und anderen Hülsengewächsen mit nahrhaften Samen. Weil viele Vögel ihre Nahrung vor der eigentlichen Verdauung eine Zeitlang im Kropfe behalten, soll die Möglichkeit gegeben sein, daß bei gestorbenen Tieren die Samen von hier aus ins Freie gelangen und dort keimen. FOCKE hat selbst einen solchen Fall beobachtet, glaubt aber wegen der Zufälligkeit dieser Verbreitungsart nicht, daß sie häufiger vorkommt; BUCHWALD jedoch hält sie für wichtiger.

Meines Erachtens dürften kranke Tiere kurz vor ihrem Tode kein Futter mehr genießen; bei einer gewaltsamen Tötung gesunder Vögel durch Raubtiere oder durch einen Unglücksfall ist die Erhaltung und Keimung der Samen aber doch von gar zu großen Zufällen abhängig. Einleuchtender ist eine andere von BUCHWALD geäußerte Meinung, daß Körner beim Hervorpressen der aufgeweichten Nahrung aus dem Kropfe gelegentlich der Fütterung der Brut verloren gehen und sich dann weiter entwickeln. Immerhin dürften diese Arten der Verbreitung durch Freiwerden der Samen aus dem Kropfe gegenüber der synzoischen weit zurücktreten.

Endlich möchte ich noch kurz Versuche mit Scorpiurus sulcata, einer raupenähnlichen Leguminose, erwähnen, welche die bei Calendula gemachten Erfahrungen über larvenähnliche Gebilde durchaus bestätigen. Weder Weichfresser (Amsel, Kleiber), noch Körnerfresser (Dompfaff, Stieglitz, Grünfink) gingen an solche noch nicht ganz ausgereifte Früchte; ein endgültiges Ergebnis kann aber nur in der Heimat der Pflanze erzielt werden.

5. Versuche mit Pflanzen aus anderen Familien.

Außer Versuchen mit Samen und Früchten aus den genauer behandelten Familien der Compositen, Gramineen, Umbelli-

1) FOCKE, Die Verbreitung der Pflanzen durch Tiere. Kosmos 1881, Bd. V, p. 104 ff.

2) BUCHWALD, Die Verbreitungsmittel der Leguminosen des tropischen Afrika. Englers botanische Jahrbücher 1895, p. 551.

feren und Leguminosen habe ich eine Fülle von Experimenten mit einigen Vertretern aus anderen wichtigen Familien angestellt, auf die jetzt noch eingegangen werden soll. Aus begreiflichen Gründen konnte ich nur eine beschränkte Auswahl unter den zahllosen Pflanzen treffen. Selbstverständlich finden Familien oder Unterfamilien mit nur fleischigen Früchten an dieser Stelle keine Berücksichtigung.

Bei der Untersuchung der unreifen oder halbreifen Samen und Früchte werde ich mich mehr auf eigene Beobachtungen stützen, bei den ausgereiften Samen und Früchten aber mehr andere Autoren zu Worte kommen lassen, welche die Verhältnisse bereits in ausreichender Weise erörtert haben. Es erscheint daher angebracht, in diesem Kapitel die reifen Samen und Früchte von den unreifen getrennt zu besprechen.

a) Unreife oder halbreife Samen und Früchte.

Über Schutzeinrichtungen von Samen und Früchten während der Reife hat KERNER (l. c. p. 436—441) einige Zusammenstellungen gegeben. Soweit sie für unseren zweiten Teil in Betracht kommen, dürften sie mehr bei Säugetieren als bei Vögeln wirksam sein. Besonders Dornen, Stacheln und stechende Borsten werden beschrieben (Kastanie, Stechapfel usw.), über die hier hinweggegangen werden kann. (Vgl. auch oben p. 779 bei der synzoischen Verbreitung.) Speziell auf Vögel beziehen sich nur wenige, experimentell nicht begründete Bemerkungen; sie sollen im folgenden an passender Stelle eingeflochten werden.

In bezug auf Vögel habe ich die Verhältnisse genauer untersucht. Nicht immer wird es möglich sein, die unreifen Samen und Früchte streng von den halbreifen zu unterscheiden; beide Arten gehen ja ineinander über, und gerade dieses Übergangsstadium habe ich mancher Vorzüge halber gewöhnlich verwendet, soweit bei der folgenden Übersicht nichts anderes bemerkt werden wird.

Allgemein sei gesagt, daß ich die Versuche mit Dompfaff und Stieglitz vornahm. — Die reifenden Früchte pflegen grün gefärbt zu sein; im Schutze der Fruchtwandung, bisweilen auch des Kelches, entwickeln sich die Samen. Letztere sind in frühen Stadien ebenfalls von grüner Farbe, welche aber hier keinen Schutz gewähren kann, da ja die Blicke der Vögel nicht so weit vordringen.

Verhältnisse, welche von diesem allgemein geschilderten Typus abweichen, werden besonders erwähnt. Im übrigen

sollen die Versuche, nach Familien geordnet, einfach aufgezählt werden.

Coniferen. Die Samen reifen im Schutze der Fruchtschuppen, deren Ränder durch Harz verklebt sind. Nach Kerner (l. c. p. 441) soll dieses Harz den Vögeln sehr unangenehm sein und deshalb einen wesentlichen Schutz für die unreifen Samen darstellen. In vorgeschrittenem Alter fängt der Zapfen an zu verholzen.

An die halbreifen Fruchtstände von Pinus silvestris und Picea excelsa wagten sich weder Stieglitz noch Dompfaff heran; freigelegte Samen wurden sofort verzehrt. — Als Spezialist gilt der Fichtenkreuzschnabel, dem es infolge seiner eigentümlichen Schnabelbeschaffenheit möglich ist, die sonst so unzugänglichen Samen aus den Fruchtzapfen der Nadelhölzer zu rauben. Er reißt sie mit Hilfe seines gekreuzten Schnabels zwischen den bergenden Schuppen hervor und lebt zeitweise nur von Coniferen-Samen. Zweifellos ist die merkwürdige Form des Schnabels durch Anpassung an solche Nahrung entstanden.

Liliaceen. Anthericum ramosum und Funkia ovata wurden bereitwillig und vollständig vertilgt, und zwar nicht nur die Samen, sondern auch die umgebenden Fruchtwände mit Ausnahme der äußersten Schale.

Keinen Anklang fanden unreife Früchte von Allium cepa und Lilium martagon. Die erstere Pflanze bietet dem Schnabel der Vögel keinen besonderen Widerstand. Die Tiere bissen in die Früchte hinein, ließen sie aber fallen und machten keinen weiteren Versuch. Wahrscheinlich liegt der Grund dieser Abneigung in dem scharfen Geschmack aller Teile des Gewächses, der durch ätherische Öle, besonders Knoblauchöl, hervorgerufen wird. Früchte, welche mit Alkohol ausgelaugt worden waren, wurden langsam, aber ohne Rest aufgenommen. — Ähnlich wie die Küchenzwiebel dürften sich noch andere Laucharten verhalten. Da der reifende Fruchtstand dieser Pflanzen oft verhältnismäßig auffällig ist und ganz frei steht, sodaß er in mancher Beziehung an die Umbelliferen erinnert, könnte der widerliche Geschmack vielleicht nicht nur für Säugetiere, sondern auch für Vögel von Bedeutung sein.

Lilium martagon hat zu große und derbe Früchte, als daß sie von Vögeln bewältigt werden könnten. Bei halbierten Früchten machte sich der Dompfaff an die weichen inneren Teile

der Fruchtwandung heran, verschmähte aber die jetzt freiliegenden Samen immer noch; der Ursache der letzteren Erscheinung habe ich nicht näher nachgeforscht.

Orchideen. Die Kapseln von Gymnadenia conopea wurden an einer Stelle aufgebissen und der Inhalt von dort aus teilweise aufgefressen.

Juglandaceen. Walnüsse (Juglans regia), von der harten Schale befreit und in passende Stückchen zerschnitten, waren bei den Versuchstieren sehr beliebt.

Betulaceen. An den zapfenartigen Fruchtständen von Alnus glutinosa machte sich der Dompfaff viel zu schaffen, aber ohne Erfolg. Der Stieglitz suchte einige Einzelfrüchte zwischen den Fruchtschuppen hervor, um sie zu verspeisen.

Cupuliferen. Der Becher ist für den Schutz der reifenden Samen gegen Vogelfraß nicht unwichtig, da den hierher gehörigen Samen manche Vögel eifrig nachstellen. Fagus silvatica, Quercus pedunculata, Corylus avellana und Carpinus betulus konnten wegen ihrer Größe und frühzeitig harten Schale ohne weiteres nicht bezwungen werden. Nachdem sie aber geschält und mundgerecht zerstückelt worden waren, hatten sie lebhaften Zuspruch. Oft sagten den Tieren nur frisch zerkleinerte Eicheln zu, nicht aber solche, deren Teile bereits einige Zeit ausgetrocknet waren.

Ulmaceen. Ulmus campestris wurde sofort gefressen; zurück blieb der häutige Flugsaum.

Cannabinaceen. Die Versuchstiere vertilgten isolierte Körner von Cannabis sativa auch vor völliger Reife. — Kerner erwähnt (l. c. p. 441), daß Hanf- und Hopfenpflanzen vor der Samenreife selbst von den zudringlichen Sperlingen nicht belästigt würden, weil die Deckblätter beim Hanf mit schmierigen Stoffen überzogen und beim Hopfen mit stark duftenden Drüsen besetzt wären.

Polygonaceen. Das Polygonaceen-Beet in botanischen Gärten wird kurz vor der Fruchtreife von Sperlingen und anderen Vögeln gern aufgesucht. — Halbreife Früchte von Polygonum lapathifolium, Rumex acetosa und Rheum undulatum fanden bei meinen Versuchen bereitwillige Aufnahme. Der Stieglitz stellte sich überall geschickter an als der Dompfaff. Bei den mit Flughaut versehenen Früchten mußte ich dieses häutige Gebilde bisweilen erst entfernen, ehe sie verzehrt werden konnten.

Amarantaceen. Auch auf den dieser Familie reservierten Plätzen kann man zur geeigneten Jahreszeit manche Vogelarten,

besonders Sperlinge, beim Plündern der Pflanzen beobachten. — Aus den vorgelegten Fruchtständen von Amarantus blitum und Scleropus amarantoides wurden die Einzelfrüchte durch Dompfaff und Stieglitz eifrig herausgeholt und verspeist.

Chenopodiaceen. Chenopodium glaucum wurde vom Dompfaff angenommen, vom Stieglitz aber zurückgewiesen. — Das Chenopodiaceen-Beet ist ebenfalls als Futterplatz bei Sperlingen recht beliebt.

Caryophyllaceen. Beide Versuchstiere verzehrten die Samen von Saponaria officinalis, Silene inflata und Melandryum rubrum. Geschlossene Kapseln konnten nur in Ausnahmefällen ihres Inhaltes beraubt werden. Bei manchen Nelkenarten umhüllt der Kelch schützend die reifenden Früchte.

Ranunculaceen. Von den verfütterten Pflanzen besitzen Ranunculus arvensis, R. acer und Adonis vernalis einsamige Früchtchen, die zu einem Fruchtstande vereinigt sind. Den Versuchstieren war es nicht möglich, die schon frühzeitig harten Schalen zu öffnen; nur dem Dompfaff gelang es mit Mühe, nach mehreren Stunden die Früchte der beiden Ranunculus-Arten z. T. aufzubeißen und die Samen hinunterzuschlucken. Die Stacheln bei Ranunculus arvensis hinderten keineswegs. — Wenn wir bedenken, daß die Früchte der genannten Pflanzen während der Reife manchen Gefahren ausgesetzt sind, scheint ihre Härte sehr vorteilhaft zu sein; nach den Erfahrungen bei anderen reifenden Pflanzen ist es trotzdem durchaus unwahrscheinlich, daß das Fehlen dieser Einrichtung einen erheblichen Vogelfraß verursachen würde.

Die übrigen Ranunculaceen, mit denen ich experimentierte, enthalten mehrere Samen in einem Fruchtknoten und besitzen in Gestalt dieser gemeinsamen Hülle eine ausreichende Schutzeinrichtung. Freigelegte Samen von Aquilegia vulgaris, Delphinium consolida, Aconitum napellus und Paeonia peregrina, nötigenfalls noch in kleine Stückchen zerschnitten, erfreuten sich keines großen Zuspruchs und wurden nur allmählich genossen, wobei der Dompfaff immer noch mehr zu sich nahm als der Stieglitz. Jedenfalls spielt der den genannten Samen anhaftende unangenehme Geschmack mit, der dem Menschen besonders bei Paeonia peregrina auffällt. Da immerhin keine unbedingte Zurückweisung erfolgte, haben wir wiederum einen neuen Beweis für den mangelnden Geschmackssinn der angewandten Vögel erhalten; auch die Giftigkeit der Ranunculaceen-Samen fügte den Tieren

keinen Schaden zu. — Als Schutzeinrichtung speziell gegen Vogelfraß dürften die geschilderten Eigenschaften kaum von Bedeutung sein, denn zahlreiche andere unter ähnlichen Bedingungen lebende Pflanzen kommen auch ohne sie aus.

Papaveraceen. Geschlossene Kapseln von Papaver somniferum und P. rhoeas blieben unbeachtet, herausgeholte Samen wurden sofort verspeist. Im Freien kann man bisweilen halbreife Kapseln vom Schlafmohn finden, welche an einer Stelle aufgehackt und von dort aus, soweit möglich, ausgefressen sind; natürlich kommen dabei nur Vögel mit spitzen Schnäbeln in Frage. Ganz unreife Papaver-Arten wurden nicht angenommen, auch wenn die Körner offen dalagen: vielleicht ist der Gehalt an Alkaloiden in frühen Stadien besonders groß. — Ganze Früchte von Chelidonium majus sagten den Tieren nicht zu, die freigelegten Samen aber wurden verzehrt.

Cruciferen. Beide Versuchstiere vertilgten unreife Früchte von Sinapis alba, Brassica napus, Capsella bursa pastoris und Raphanus caudatus. Oft fielen den Vögeln nicht nur die Samen, sondern auch die nachgiebigen Schotenwandungen zum Opfer, von denen meist nur geringe Überreste zurückblieben. Käfigvögel sind besonders auf Capsella bursa pastoris sehr gierig, wobei es ihnen weniger auf die Samen, als vielmehr auf die Fruchtwand anzukommen scheint; die Vorliebe hält auch bei täglicher Verfütterung an. Im Freien gelang es mir nicht, an dieser Pflanze Vogelfraß wahrzunehmen; sie ist dort schwerer zu entdecken, wegen der dünnen, schwankenden Stengel unzugänglich, vielleicht auch anderer zusagender Nahrung halber weniger begehrt. Dagegen wird Raphanus caudatus infolge günstigerer Bedingungen im botanischen Garten zu Jena vor der Reife derart eifrig aufgesucht, besonders von Meisen, daß kein Same reif zu bekommen wäre, wenn man nicht ein Drahtgitter darüber stülpen würde. Nach der Reife kann dieser Schutz ohne Gefahr für die Samen weggenommen werden, denn die Schotenwandung ist unansehnlich, trocken und so schwer durchdringbar geworden, daß die Vögel die Pflanze unbehelligt lassen.

Resedaceen. Beide Versuchstiere gingen sehr gern an halbreife isolierte Samen von Reseda odorata. Bei Vorlage der ganzen Frucht versagte der stumpfe Schnabel des Dompfaffs, während der Stieglitz durch die Öffnung der Kapsel hindurch bis zu den Samen gelangen konnte. Gelegentlich war der Dompfaff imstande, die Hülle von außen durchzubeißen und sich so in den Besitz der

gewünschten Samen zu setzen. Auch im Freien stellen manche Vögel solcher Nahrung nach, wie gelegentliche Funde von Reseda lutea mit durchbohrten Kapselwandungen beweisen.

Rosaceen. Von den nichtfleischigen Rosaceen-Früchten untersuchte ich Geum urbanum, Sanguisorba minor, Potentilla norvegica und Spiraea salicifolia. Die beiden letzteren Pflanzen wurden mühelos bis auf geringe für die Tiere wertlose Reste verspeist. Bei Potentilla norvegica konnten die Kelchblätter, welche einen großen Teil des Fruchtstandes schützend bedecken, das Vordringen bis zu den Früchten nicht verhindern. — Geum urbanum und Sanguisorba minor machten den Vögeln insofern mechanische Schwierigkeiten, als sie den Einzelfrüchten nur mit großer Anstrengung beizukommen vermochten; schließlich wurden sie aber doch bewältigt. Die spitzen Haare und Borsten bei Geum schienen nicht zu stören, denn die Fruchtstände wurden in der Mundhöhle nach Vogelart herumgewälzt, ohne daß eine Schmerzempfindung wahrnehmbar gewesen wäre. Ich kann mich also der Meinung von Schwartz (l. c. p. 480f.) nicht anschließen, welcher glaubt, daß die starke Behaarung der Samenschale bei Vögeln eine sehr unangenehme „unechte" Geschmacksempfindung auslöst.

Geraniaceen. Die reifenden Früchte sind bei den untersuchten Arten fast ganz unter dem Kelche verborgen. Geranium sanguineum und G. pratense wurden nach Entfernung der schützenden Hülle ohne Zögern genossen.

Tropaeolaceen. Tropaeolum majus enthält in allen Teilen, auch in den reifenden Früchten, ein sehr unangenehm schmeckendes und riechendes ätherisches Öl. Aus diesem Grunde wiesen die Tiere solches Futter gänzlich zurück, obwohl es in mundgerechte Stückchen zerlegt worden war. Nach Auslaugen mit Alkohol erfolgte eine langsame, aber vollständige Aufnahme.

Trotz dieser Tatsachen ist der häßliche Geschmack kaum als wesentliche chemische Schutzeinrichtung gegen Vögel zu deuten. Im Vergleiche mit anderen Pflanzen scheint bei Tropaeolum die Gefahr des Vogelfraßes durchaus nicht größer zu sein; sicherlich würde die Pflanze auch ohne diese Einrichtung existieren, zumal schon die Größe der Früchte für viele Vögel unbezwingbar ist. Selbstverständlich soll aber durchaus nicht behauptet werden, daß die geschilderten Eigenschaften auch für andere Tiere belanglos wären. Solche chemische Ein-

richtungen bilden entschieden den besten Schutz gegenüber pflanzenfressenden Säugetieren und Schnecken.

Linaceen. Die Kapseln vom Linum usitatissimum wurden sofort aufgeknackt und ihrer Samen beraubt; besonders eifrig zeigte sich dabei der Dompfaff.

Balsaminaceen. Ganze Früchte von Impatiens noli tangere blieben unbeachtet, aus geöffneten wurden die Samen herausgefressen.

Rutaceen. Bei Ruta graveolens sind die Früchte auch vor der Reife so hart und fest, daß ihnen kein Vogel etwas anhaben konnte. Selbst auseinandergeschnittene Früchte, bei denen die inneren weichen Teile bloßlagen, wurden vollständig verschont. An freigelegte Samen machten sich die Versuchstiere nur sehr langsam heran. Aufgezwungene Stückchen der Fruchtwand wurden mit größtem Widerwillen ausgespieen.

Zweifellos ist die Abneigung der Tiere durch das ätherische Öl verursacht, welches alle Teile des Gewächses durchsetzt und auch auf die menschlichen Geruchs- und Geschmacksnerven äußerst widerlich wirkt. Die Samen schmecken weniger stark als die Fruchtwand. Extraktionsversuche stellte ich bei Ruta nicht an; sie dürften aber mit großer Wahrscheinlichkeit wenigstens die Samen für die Vögel genießbar machen. — Auch bei dieser Pflanze scheint der unangenehme Geschmack aus den bereits bei Tropaeolum angeführten Gründen für Vögel nicht wichtig zu sein; gegenüber anderen Tieren aber ist er wohl unentbehrlich.

Euphorbiaceen. Von Euphorbia lathyris wurden weder ganze, noch zerschnittene Früchte angenommen. Diese Tatsache erscheint selbstverständlich, wenn wir uns an die Erfahrungen erinnern, die wir bei der Einwirkung des Milchsaftes dieser Pflanze auf die Geschmacksorgane der Vögel gesammelt haben (Teil I, p. 493f.). Als Schutzmittel speziell gegen Vogelfraß kann der Milchsaft nicht angesprochen werden.

Celastraceen. Staphylaea pinnata konnte auch in jungen Stadien nicht aufgebissen werden; nach Ablösung der harten Schale fanden die Samen großen Anklang.

Aceraceen. Ganze Früchte von Acer campestre wurden nicht angerührt, die isolierten Samen aber gern genossen.

Hippocastanaceen. Roßkastanien (Aesculus hippocastanum) wurden nur verzehrt, wenn sie kurz vor den Versuchen in ganz kleine Teile zerlegt worden waren.

Tiliaceen. Von Lindenfrüchten (Tilia ulmifolia), die den Vögeln vorgelegt waren, blieben nur geringe Reste übrig.

Malvaceen. Einige Früchte von Malva silvestris, welche während der Reife vom Kelche teilweise schützend umgeben sind, vertilgte der Dompfaff sofort, der Stieglitz nach der Zerteilung in kleinere Stücke.

Hypericaceen. An die Kapseln von Hypericum perforatum ging kein Vogel, auch wenn sie derartig geöffnet worden waren, daß die kleinen Samen frei dalagen. Erst nach mehreren Stunden fraß der Dompfaff sehr zögernd davon. Mechanische Schwierigkeiten sind nicht vorhanden; den chemischen Verhältnissen habe ich nicht nachgeforscht.

Violaceen. Veilchen- und Stiefmütterchensamen (Viola gracilis und V. tricolor) waren bei den Tieren sehr beliebt; oft konnten auch ganze Früchte ohne besondere Mühe bewältigt werden.

Onagraceen. Unzerkleinerte Früchte von Oenothera biennis leisteten den Schnäbeln wegen ihrer derben, grünen Hülle zu großen Widerstand; freigelegte Samen wurden sofort verspeist.

Primulaceen. Bei Primula elatior reifen die Früchte im Schutze des großen und festen Kelches; daher konnten die Versuchstiere mit ihren Schnäbeln nicht weit genug vordringen. Nach Entfernung des Kelches wurden die noch nachgiebigen Früchte geöffnet und der Inhalt verzehrt. Bei Lysimachia vulgaris und Anagallis arvensis bleibt der Kelch klein und ist nicht so wichtig; infolgedessen war es möglich, daß die Früchte den Vögeln sofort zum Opfer fielen.

Gentianaceen. Früchte von Gentiana asclepiadea wurden von den Versuchstieren zerbissen und der Inhalt z. T. vernichtet.

Asperifoliaceen. Sämtliche den Tieren vorgelegte Früchte (Symphytum officinale, Borrago officinalis, Anchusa officinalis und Myosotis palustris) waren als Nahrung mehr oder weniger angenehm; nur einige unbrauchbare Reste blieben zurück. Die heranwachsenden Früchte werden bei vielen Asperifoliaceen von dem Kelche verhüllt, den ich häufig erst wegnehmen mußte; nur der Stieglitz konnte wegen seines spitzen Schnabels manchmal bis zu der begehrten Speise gelangen. — Lithospermum arvense zeigte sich durch seine Härte den Mundwerkzeugen der Tiere durchaus gewachsen, sodaß diese Pflanze unbehelligt blieb.

Draußen im Freien werden einige Asperifoliaceen gern von Vögeln aufgesucht; z. B. konnte ich wiederholt beobachten, daß

Grünfinken und Sperlinge besonders Anchusa-Arten kurz vor der Reife ihrer Früchte beraubten.

Labiaten. Die Früchte von Salvia officinalis, verticillata und pratensis, sowie von Lamium album, Galeopsis tetrahit und Stachys silvatica wurden z. T. recht gern aufgenommen. Wie bei den Asperifoliaceen ist auch bei vielen Labiaten der Kelch als Schutzorgan während der Samenreife nicht ohne Bedeutung, läßt allerdings die Mitte unbedeckt. Trotzdem mußte ich auch hier die grüne Hülle oft erst loslösen, ehe den Vögeln die Einzelfrüchtchen zugänglich wurden. Bisweilen gelang es dem kräftigen Schnabel des Dompfaffs, den Kelch durchzubeißen und sich auf diese Weise die Früchtchen anzueignen.

Hervorzuheben ist die Tatsache, daß die Labiaten ätherische Öle besitzen. Letztere zählen also zu denjenigen Arten ätherischer Öle, welche sich nicht zur Abwehr von Vögeln eignen.

Verbenaceen. Die Ähren von Verbena officinalis wurden von den Versuchsvögeln zerzupft und der Inhalt z. T. verspeist.

Solanaceen. Von nichtfleischigen Solanaceen-Früchten verfütterte ich Nicotiana tabacum. Nach einigen vergeblichen Versuchen durchlöcherten beide Vögel die Kapselwandung. Von der Öffnung aus holten sie zahlreiche Samen heraus und verschluckten sie, ohne irgendwelche nachteilige Folgen zu erleiden. Leider sind die Samen für Vornahme genauer Zählungen zu klein.

Scrophulariaceen. Die Früchte von Verbascum blattaria, Linaria cymbalaria und Linaria vulgaris wurden bis auf geringe Überbleibsel vertilgt. Bei Antirrhinum majus stellten die Kapseln zu große Hemmnisse dar und mußten erst zerschnitten werden. Die jetzt leicht erreichbaren Samen dieser Pflanze wurden verstreut und schienen auch größtenteils gefressen zu sein; sie sind jedoch so winzig, daß einwandfreie Befunde nicht möglich waren.

Plantaginaceen. Plantago major und Plantago media erfreuten sich bei den Versuchsvögeln der größten Beliebtheit. Sobald sie solche noch grüne Ähren erblickten, stürzten sie sich darauf los und ließen alles andere Futter im Stiche. Dabei schienen den Tieren die grünen Hüllen, welche dem Schnabel gar keine Schwierigkeiten bieten, ebenso gut zu munden wie die in ihnen befindlichen Samen. Draußen in der freien Natur, wo ja die Plantago-Arten als Unkräuter massenhaft wachsen, habe ich an ihnen niemals Vogelfraß entdecken können; die grüne Farbe, der unbe

queme Standort dicht über der Erde auf wenig tragfähigem Stengel und die Fülle von anderen Nahrungsmitteln dürften hier mitwirken. Vielleicht ahnen die Tiere überhaupt nichts von der Genießbarkeit der Fruchtstände, denn auch die Käfigvögel gingen anfangs nicht an solches Futter, bis sie es erst gekostet und kennen gelernt hatten.

Rubiaceen. Früchte von Galium aparine wurden gern und vollständig verzehrt.

Valerianaceen. Centranthus ruber verhielt sich ähnlich wie Galium aparine.

Campanulaceen. Die Früchte von Campanula rotundifolia wurden nicht ungern angenommen; die von einigen anderen Campanula-Arten konnten die Tiere wegen ihrer widerstandsfähigen Kapselwandung nur mit großer Mühe bewältigen. freigelegte Samen wurden eher genossen.

Die hier aufgezählten Experimente könnten bei jeder einzelnen Familie sehr leicht beliebig vermehrt werden. Eine Grenze ist nur durch besondere Kleinheit der Samen gegeben, weil dann die Beobachtungen zu schwierig und unzuverlässig werden.

Bei den in diesem Kapitel untersuchten unreifen oder halbreifen Samen und Früchten fanden sich verhältnismäßig nur wenige, deren chemische Beschaffenheit (Geschmack oder Geruch) den Vögeln nicht zusagte. Auch für diese geringe Anzahl würde — auszunehmen sind vielleicht die Allium-Arten — das Fehlen dieser Eigenschaften keinen nennenswerten Vogelfraß zur Folge haben, da ein Vergleich mit anderen Pflanzen keine Schutzeinrichtungen erkennen läßt, welche die schlecht schmeckenden (oder -riechenden) Samen und Früchte nicht auch besäßen.

Als Schutzmittel gegen unbefugten Vogelfraß ist die chemische Beschaffenheit also kaum zu deuten. Diese Feststellung ist insofern wichtig, als die chemischen Eigenschaften der reifenden Früchte wiederholt als Schutzeinrichtung gegen Vögel angesprochen wurden und gegenüber anderen Tieren (Säugetieren, Schnecken, Raupen) tatsächlich auch wirksam sind.

b) Reife Samen und Früchte.

Mit ausgereiften trockenen Samen und Früchten einerseits und Vögeln andererseits sind bereits zahlreiche Versuche angestellt worden, und zwar hauptsächlich aus landwirtschaftlichem, z. T.

auch aus ornithologischem Interesse. Die Tatsache, daß viele reife Keime dem Heere der Körnerfresser zum Opfer fallen, ist allgemein bekannt; werden doch manche Arten gesammelt und als Vogelfutter verwendet. Außerdem ist der Nachweis für den Verlust ihrer Keimfähigkeit bis auf wenige Ausnahmefälle wiederholt erbracht worden. Es gibt auch nach Familien geordnete Zusammenstellungen der (reifen) Samen und Früchte, welche ganz bestimmten, einzeln genannten Vögeln als Nahrung dienen. Zahlreiche Pflanzen sind aber auch festgestellt, deren (reife) Samen und Früchte aus irgendeinem Grunde nicht verzehrt werden können, meist wegen ihrer Härte. Die wichtigste Literatur führte ich schon oben p. 777 an.

Weil diese Frage schon genügend geklärt wurde, habe ich mit *reifen Sanren und Früchten* aus den für dieses Kapitel wichtigen Familien nicht viel experimentiert. Eine nähere Beschreibung meiner eigenen Fütterungsversuche würde gegenüber anderen Forschern nur Wiederholungen bringen und unterbleibt aus diesem Grunde. Auch halte ich es für unsere Zwecke für unnötig, die Einzelergebnisse von früheren Arbeiten hier mitzuteilen, soweit sie weiter nichts bieten als die bloße Feststellung, ob ein Same angenommen wurde oder nicht.

Uns interessiert vielmehr die Frage, welche Schutzeinrichtungen diejenigen Samen und Früchte haben, die der drohenden Vernichtung entgehen. Es gibt keine Pflanzenart, welche vollkommen wehrlos wäre, aber auch keine, die ganz und gar verschont würde. Spezialisten halten sich natürlich nicht an diese allgemeine Regel, ebenso sind die Samen und Früchte, welche synzoisch verbreitet werden, hier auszunehmen.

Die Schutzeinrichtungen der reifen Samen und Früchte von Compositen, Gramineen und Leguminosen genügen auch für alle anderen Familien vollständig. Es ist mir nicht gelungen, außer den *Umbelliferen* noch eine andere Familie aufzufinden, bei der ein chemischer Schutz den Vögeln gegenüber unentbehrlich wäre; immerhin wäre dieser Fall bei unwichtigeren Pflanzen möglich, die ich nicht untersuchte.

Größere Samen und Früchte aller Familien sind ihrer gelblichen oder bräunlichen Farbe halber schlecht sichtbar und bieten wegen ihrer Härte dem Schnabel der Körnerfresser manche unüberwindliche Schwierigkeiten. — Kleine Samen und Früchte besitzen ebenfalls eine Schutzfarbe, sind aber oft nachgiebig und müssen massenhaft gebildet werden, damit eine genügende

Anzahl am Leben bleibt. Von großer Bedeutung sind auch gute Verbreitungseinrichtungen, welche für weite Ausstreuung Sorge tragen: neben der geringen Größe und unauffälligen Färbung wird auch hierdurch die Entdeckung sehr erschwert. Die Begriffe „klein" und „groß" sind selbstverständlich relativ; ein kleiner Vogel wird Samen zurückweisen, die für einen großen sehr wohl genießbar sind, und umgekehrt wird ein großes Tier manches winzige Korn unbeachtet lassen, das von einem kleinen gern verspeist wird. Auch die Schnabelkraft wird bei verschiedenen Vogelarten verschiedene Leistungsfähigkeit bedingen und deshalb derselbe Grad von Härte bald nicht bezwungen, bald mit Leichtigkeit bewältigt werden können. Ebenso dürfte endlich auch die Sehschärfe von großem Einfluß sein.

Etwas ausführlicher möchte ich noch auf einige Arbeiten eingehen, welche nicht bloße Aufzählungen von Samen oder Vögeln bringen, sondern die Schutzeinrichtungen genauer schildern oder Erklärungsversuche aufweisen.

Als anatomische Grundlage der für die vorliegende Frage so bedeutungsvollen Härte der (reifen) Samen und Früchte ist zunächst Nobbe, Handbuch der Samenkunde, Berlin 1876, zu nennen, welcher in zwei kleinen Kapiteln den Bau der Fruchtschale (p. 52—57) und die Samenhülle (p. 65—85) behandelt.

Viel wichtiger durch die Fülle der untersuchten Samen ist die Arbeit von Marloth, Über mechanische Schutzmittel der Samen gegen schädliche Einflüsse von außen, Englers botanische Jahrbücher 1883, p. 225—265. Er fand, daß die Ausbildung dickwandiger Elemente nur bei wenigen Samen gänzlich fehlt, die einen solchen Schutz entbehren können, da sie unter besonderen Bedingungen ausgestreut werden. Alle übrigen Samen und Früchte, besonders die größeren, sind mit mechanischen Schutzeinrichtungen versehen, welche unter anderem auch gegen die Angriffe von Tieren, speziell Vögeln, wirken. Die schützenden Bestandteile liegen entweder in der sehr verschiedenartig ausgebildeten Schale, oder unter ihr in Gestalt von dickwandigen Eiweißzellen, oder auch doppelt in Schale und Eiweiß. Gelegentlich spielen auch Verkalkung oder Verkieselung der Membranen eine große Rolle. Verwandte Pflanzen besitzen häufig verschiedenartigen Schutz; gewöhnlich zeigt die Art der Zellformen eine Anpassung an die Art der Verbreitung. Einzelheiten können nötigenfalls in dem alphabetischen Ver-

zeichnis der untersuchten Samen und Früchte (l. c. p. 261—264) nachgelesen werden.

Endlich möchte ich an dieser Stelle nochmals an die oben p. 797 genannten Spezialschriften über die Fruchtschale der Compositen erinnern.

Ganz besondere Beachtung wegen ihrer interessanten Erklärungsversuche verdienen die „Beiträge zur Ernährungsbiologie unserer körnerfressenden Singvögel" von SCHWARTZ, Arbeiten a. d. Kaiserl. Biol. Anst. f. Land- u. Forstwirtschaft, Berlin 1908. Für seine Versuche benutzte er, wie schon erwähnt, neun Vogelarten, nämlich Goldammer, Grünfink, Buchfink, Hänfling, Zeisig, Girlitz, Stieglitz, Kanarienvogel und Fichtenkreuzschnabel. Zur Verfütterung kamen 169 verschiedene Samen und Früchte von möglichst vielen Pflanzenfamilien; manche von ihnen scheiden für unsere Zwecke von vornherein aus, da sie die Kerne von fleischigen Früchten bilden und schon deshalb unter normalen Verhältnissen von Körnerfressern nicht bedroht sind.

84 Samensorten wurden von keinem Vogel gefressen. Davon widerstanden 28 infolge ihrer Härte den Bemühungen aller Versuchstiere, sie zu öffnen; einige sind allerdings aus dem eben angeführten Grunde für Körnerfresser ohne weiteres auszuschalten. Bei 10 weiteren Arten stellte sich heraus, daß zwar nicht die Härte des Samens oder seiner Schale das Verzehren vereitelten, wohl aber die schlechte Schälbarkeit. Da die körnerfressenden Singvögel (nicht alle Körnerfresser!) gewohnt sind, vor dem Verschlucken die Samenschale von dem Inneren durch einen Schnabeldruck zu trennen, so werden sie diejenigen Samen verschmähen, bei denen dies nicht oder nur mit großer Anstrengung möglich ist.

Der Schnabel der samenfressenden Vögel hat eine doppelte Funktion: er dient als Beißwerkzeug und als Greiforgan. Aktiv beim Beißen wirkt nur der Unterschnabel, der Oberschnabel dagegen als passiver Widerstand. Durch längere anatomische und physikalische Untersuchungen weist SCHWARTZ nach, daß die Unterkiefer unserer körnerfressenden Singvögel als einarmige Winkelhebel aufzufassen sind und daß ein geradlinig verlaufender Unterschnabel zum Zerbeißen von Samenkörnern geeigneter ist als eine gebogene oder geknickte Form. Der Oberkiefer aber hat die Aufgabe, das Samenkorn festzuhalten und am Entgleiten zu hindern: dieser Zweck wird erreicht durch starke Aushöhlung und Wölbung, sowie häufig durch besondere Längsrinnen, in die hinein

die Unterkieferschneiden passen, sodaß die Ränder des Oberschnabels etwas über den Unterschnabel hinübergreifen.

Sowohl der untere wie auch der obere Teil des Schnabels der Goldammer ist bei allen Versuchstieren seinem Bau nach am wenigsten zweckmäßig; deshalb ist dieses Tier lediglich auf den Genuß der leicht enthülsbaren Grassamen angewiesen. Der Kreuzschnabel ist in vieler Beziehung mit dem leistungsfähigsten Schnabel ausgerüstet, wobei jedoch gewisse anatomische Eigentümlichkeiten zu berücksichtigen sind. Auch bei den anderen Vögeln sind erhebliche Unterschiede vorhanden; ihre Schnäbel sind daher einer ganz verschieden harten Nahrung gewachsen.

Als Greiforgan wird der Schnabel um so besser verwendbar sein, je spitzer er ist. Zeisig, Hänfling und Stieglitz sind mit sehr spitzen Schnäbeln versehen. Der Kreuzschnabel aber besitzt ein für das Aufheben von kleinen Samen ungeeignetes Greifwerkzeug; er kann nur solche Samen aufnehmen und verzehren, welche größer sind als ein Hirsekorn. Überhaupt liegt die Größe der Samen und Früchte zwischen einem Maximum und einem Minimum, die selbstverständlich für verschiedene Vögel verschiedenartig sind; weder zu große noch zu kleine Samen können bezwungen werden. Auch Form und Oberfläche der Körner sind oft für das Ergreifen und Festhalten von Bedeutung. — Also auch die anatomische Ausbildung des Schnabels kann einen Vogel am Verzehren eines Samens hindern.

Ferner zählt SCHWARTZ 25 Samensorten auf, welche den Vögeln zwar keine mechanischen Schwierigkeiten bereiten, aber sich chemisch durch Geruch, Geschmack oder Giftigkeit auszeichnen und gerade wegen dieser Eigenschaften verschont werden sollen. Auf diese Frage ging ich bereits im ersten Teile der Arbeit ausführlich ein (p. 480—499) und griff sie im zweiten Teile, wo es nötig war, wieder auf (Umbelliferen p. 803—805; Leguminosen p. 807—809; Allium-Arten p. 812; Ranunculaceen p. 814f.; Tropaeolaceen p. 816; Rutaceen p. 817; Euphorbiaceen p. 817; Solanaceen p. 819). An passenden Stellen habe ich auch die SCHWARTZschen Versuche bereits erwähnt; sie brauchen also hier nicht wiederholt zu werden. Ich möchte nur nochmals betonen, wie vorsichtig man bei den Vögeln mit solchen Folgerungen sein muß, insbesondere auch bei giftigen Substanzen (vgl. Teil I, p. 483f., sowie Teil II, p. 807—809, 814, 819). — Im Anschluß an die Erörterungen über die erwähnten 25 Samenarten geht dann SCHWARTZ auf den Geschmackssinn der

Vögel ein; auch über diesen Punkt wurde schon im ersten Teile das Wesentliche berichtet, besonders p. 498f.

Endlich benutzt SCHWARTZ zur Erklärung seiner Versuche auch den Gesichtssinn der Vögel, auf den ich ja von vornherein das größte Gewicht gelegt habe. Er beobachtete oft, daß die Versuchstiere manche Samen schon beim bloßen Anblick verschmähten, ohne sie erst gekostet zu haben. Im einzelnen können dreierlei Eigentümlichkeiten des Aussehens abschreckend wirken, ungewohnte Form, Größe und Farbe.

Vögel, welche von den gewöhnlichen „Körnern“ leben, werden alle Samen, die nicht die Normalform eines „Kornes“ haben, unbeachtet lassen, weil sie sie nicht als genießbar erkennen. So verhielten sich alle Versuchstiere bei Acer pseudoplatanus, Aristolochia sipho, Fraxinus excelsior, Cynoglossum officinale, Agrimonia eupatoria und anderen Samen; nur der durch sein freies Waldleben gewitzigtere Kreuzschnabel ließ sich oft nicht irre machen.

Auch Samen, die von der für jede Vogelart normalen Größe abweichen, fanden keine Berücksichtigung. Die kleinschnäbligen Körnerfresser kümmerten sich nicht im geringsten um die großen Samen der Eichen und Zirbelkiefer, während sie der Kreuzschnabel wenigstens versuchte, wenn sie auch nicht immer zu bewältigen waren. Dagegen verweigerte der Kreuzschnabel von Anfang an alle Samen, welche nicht größer waren als ein Hirsekorn, weil er seine Schwäche gegenüber solchem Futter aus Erfahrung kannte.

Oft ist auch die Normalfarbe der Sämereien von ausschlaggebender Bedeutung. Der im Walde aufgewachsene Kreuzschnabel bevorzugte wegen der aus Coniferen-Samen bestehenden Hauptnahrung dunkelbraune Körner, während er hellgelbe, z. B. Hirse, nicht einmal probierte; die übrigen Versuchstiere, welche in der Freiheit Gelegenheit hatten, viele verschiedene Samenarten aufzunehmen, waren nicht so wählerisch. Aber auch sie ließen sich durch unbekannte Farben abhalten. Ein Stieglitz und ein Hänfling wiesen trotz großen Hungers sonst gern gefressenes Futter zurück, welches durch Methylenblau gefärbt worden war, und ließen sich erst nach einiger Zeit dazu bewegen, die seltsame Masse zu verzehren.

Ganz ähnliche Beobachtungen schilderte ich im ersten Teile p. 491. Durch Pikrinsäurelösung hatte das „Waldfutter“

eine hochgelbe, ungewohnte Farbe angenommen und wurde deshalb von den Versuchstieren ohne Kostprobe verschmäht.

Von solchen künstlich hervorgerufenen auffälligen Färbungen verspricht sich SCHWARTZ manchen Erfolg, wenn es gilt, ausgesäte Körner gegen die räuberischen Saatkrähen zu schützen. Da sich aber diese Tiere bald solchen Farben anpassen würden, will er gleichzeitig unangenehm schmeckende und riechende Stoffe einbeizen, von denen aber meiner Meinung nach nur die allerschärfsten verwendet werden dürften. — Bei praktischen Versuchen mit gebeiztem, aber noch keimfähigen Saatgut, welche SCHWARTZ[1]) später mit Krähen anstellte, zeigte sich, daß blaue Farben (Preußischblau) verhältnismäßig am meisten schützten; auch grüne Körner (Anilingrün) wurden nur ungern gefressen, rot dagegen (Signalrot) übte nur wenig Einfluß aus. Als Geschmacksmittel ließen sich mit stark bitterem Aloepulver nachhaltige Wirkungen erzielen, obgleich das Aussehen der Körner gar nicht verändert war; für den Geruchssinn schien Kreolinlösung von Bedeutung zu sein.

Vielleicht wäre die von mir angewandte Pikrinsäure für Beizversuche besonders gut geeignet, da sie mehrere von den gewünschten Eigenschaften in sich vereinigt. Voraussetzung ist natürlich, daß sie sich nicht als zu teuer erweist und der Keimfähigkeit keinen Eintrag tut.

6. Zusammenfassung des zweiten Teiles.

Bei dem Überblicke über die Ergebnisse des ersten Teiles konnte vor allem festgestellt werden, daß die Kerne der fleischigen Früchte unversehrt bleiben, wenn sie von den in Betracht kommenden Vögeln verzehrt worden sind, und daß sie bei dieser Gelegenheit ihre Verbreitung finden. Von den nichtfleischigen Samen und Früchten aber ist auszusagen, daß sie wegen des anatomischen Baues der Freß- und Verdauungswerkzeuge der sie vertilgenden Vögel, der Körnerfresser, nur selten am Leben bleiben und deshalb nicht wie die Fleischfrüchte Anlockungsmittel tragen dürfen, sondern vielmehr Schutzeinrichtungen gegen solchen unbefugten Tierfraß besitzen müssen.

Da die Vögel im Gegensatze zu anderen Tieren chemischen Einflüssen ziemlich unzugänglich sind, werden die Samen und

1) SCHWARTZ, Saatenschutz gegen Krähen. Mitteilungen a. d. Kaiserl. Biolog. Anstalt f. Land- u. Forstwirtschaft, H. 8, p. 35—39. Berlin 1909.

Früchte gewöhnlich nicht infolge schlechten Geschmackes oder Geruches zurückgewiesen; auch vor der Reife pflegen sie nicht chemisch geschützt zu sein. Viel wirksamer sind mechanische Schutzeinrichtungen in Gestalt harter Samenschalen oder Fruchthüllen, denen die Kraft des Vogelschnabels nicht gewachsen ist; dagegen scheinen Stacheln und andere spitze Gebilde der Oberfläche entsprechend der Unempfindlichkeit der Mundhöhle und des Verdauungsapparates ohne großen Einfluß zu sein. In Übereinstimmung mit der guten Ausbildung des Vogelauges sind Schutzfarben äußerst wichtig, weil sie die Körner vor den Blicken der Vögel verbergen.

Während der Reife genügt meist eine Schutzhülle, welche wie die umgebenden Blätter grün gefärbt ist; gewöhnlich besteht sie einfach aus der Wandung des Fruchtknotens, oft aber auch aus den mitwachsenden Kelchblättern oder besonderen Hüllen. Der dünne, schwankende Stengel vieler Pflanzen, auf dem sich die Tiere nicht sicher niederlassen können, die Gewohnheit vieler Körnerfresser, ihre Nahrung vom Boden aufzulesen, das Vorhandensein anderer Nahrung zur Zeit der Fruchtreife in Hülle und Fülle, das alles sind Umstände, welche zur Erhaltung der reifenden Körner beitragen mögen. Lenkt man die Aufmerksamkeit der Tiere auf reifende, bequem zugängliche Früchte, so werden sie mit geringen Ausnahmen gern ausgefressen, wenn die Wandung nachgiebig genug ist; anderenfalls macht die Entfernung der Hülle die Samen in der Regel genießbar.

Ausgereifte Samen und Früchte, besonders die größeren, sind häufig genügend erstarkt, um vielen Vögeln ein Zerbeißen der Schalen unmöglich zu machen; bisweilen wirkt auch noch die schlechte Schälbarkeit erschwerend. Ihr Aussehen pflegt erdfarben zu sein, zeigt also dunkle, braune bis gelbe Farbentöne. Die kleineren reifen Arten sind gewöhnlich nicht besonders hart, haben aber Schutzfarben und oft als weitere nicht zu unterschätzende Eigenschaften gute Verbreitungseinrichtungen, sowie reichliches Auftreten. Die geringe Größe verhindert das Auffinden durch manche Tiere, während ganz große Samen von den meisten Vögeln nicht bewältigt werden können. Abweichende Gestalt und Färbung sind imstande, viele Vögel abzuhalten.

Selbstverständlich ist keine der genannten Schutzeinrichtungen vollkommen zuverlässig. Besonders die kleineren Samen und Früchte haben viel unter Vogelfraß zu leiden, aber diese Tatsache ist von größter Bedeutung einerseits für die Erhaltung

unserer Körnerfresser im Winter, die deshalb bei zusammenhängender und dauernder Schneedecke bittere Not leiden müssen, und andererseits für die Vernichtung zahlreicher Unkrautsamen.

Körner, welche von vielen Vogelarten aus irgendeinem Grunde unbehelligt bleiben, werden oft durch andere mühelos verzehrt. Die Größe des Tieres, Beschaffenheit des Schnabels, durch Gewöhnung erworbene Vorliebe für gewisse Körner und andere Umstände wirken mit, um das verschiedene Verhalten der Tiere zu bedingen.

Im allgemeinen sind weder ganz junge, noch ganz reife, sondern halbreife Samen und Früchte am meisten gefährdet, da sie bereits viele Reservestoffe aufgehäuft, aber noch nicht genügende Widerstandskraft erlangt haben. Während die fleischigen Früchte erst nach der Reife weich werden, vorher aber hart waren, ist bei den nichtfleischigen Samen und Früchten gerade das Umgekehrte der Fall.

Große und nahrhafte Samen und Früchte sind bei manchen Vögeln recht begehrt, obwohl ihnen nur schwer beizukommen ist. Sie werden von den Tieren fortgeschleppt und können unterwegs oder beim Öffnen der festen Schale leicht zu Boden fallen. Die so vermittelte Verbreitung nennt man synzoisch und läßt den Schluß zu, daß diese Art von Tierfraß nicht unbefugt ist.

Im einzelnen ist besonders interessant die Familie der Compositen. Bei den Schutzeinrichtungen während der Reife kann man drei Typen unterscheiden, welche nach den Hauptvertretern Tragopogon-, Helianthus- und Carlina-Typus heißen mögen. Beim ersten Typus sind grüne Hüllkelche vorhanden, beim zweiten bleibende Blumenkronen und beim dritten dichte Haarfilze; keiner der drei Typen aber ist rein ausgeprägt. Alle anderen Compositen, mit denen ich experimentierte, schließen sich an die genannten Pflanzen an und weisen häufig eine Mischung der bei diesen gefundenen Schutzeinrichtungen auf.

Bei den Dipsaceen entzieht der Außenkelch die reifenden Früchte den Augen der Vögel; denselben Dienst verrichten bei den Gramineen die Spelzen, und bei manchen Cyperaceen hilft der Utriculus (Carex-Arten).

Die Familie der Umbelliferen ist die einzige, welcher ein chemischer Schutz unentbehrlich ist; er besteht in dem Vorhandensein von ätherischen Ölen. Aber auch hier gibt es einzelne Ausnahmen.

Bei den Leguminosen gelang es vorläufig nicht, die Verhältnisse ganz zu klären. Trotzdem kann festgestellt werden, daß auch diese Pflanzen völlig ausreichende Schutzmittel gegen Vogelfraß besitzen, und zwar für die heranwachsenden Samen in Gestalt der grünen Hülse.

Alle übrigen wichtigeren Familien, welche gemeinsame Behandlung fanden, zeigen nichts wesentlich Neues. Chemischer Einrichtungen halber werden nur wenige reifende Samen und Früchte verschmäht, und auch sie würden das Fehlen dieser Eigenschaften in bezug auf Vogelfraß nicht so nachteilig empfinden wie die Umbelliferen; auszunehmen wären vielleicht noch die Allium-Arten.

Weniger mannigfaltig als vor der Reife sind die Schutzeinrichtungen bei den ausgereiften Samen und Früchten. Die Betrachtung der Einzelfamilien bietet nichts, was gegenüber dem oben allgemein geschilderten Verhalten besonders hervorgehoben werden müßte. Nur darauf ist hinzuweisen, daß bei den Umbelliferen die chemische Beschaffenheit auch nach der Reife von großem Werte ist.

Weder vor noch nach der Reife gibt es Samen oder Früchte, welche gegenüber Vögeln (und Säugetieren) nicht irgendwelche Schutzeinrichtungen hätten; von den Spezialisten ist dabei natürlich abzusehen. Bei der Entstehung solcher Schutzmittel scheint die auslesende Tätigkeit der Vögel (und Säugetiere) zum mindesten beteiligt gewesen zu sein, wenn auch der Einfluß von Wind, Wasser und anderen verletzend wirkenden Naturkräften durchaus nicht außer acht gelassen werden darf.

Anhang.

Wie schon früher erwähnt, möchte ich in Form eines Anhanges noch kurz auf einige Fragen eingehen, für deren Erörterung sich in den beiden Hauptteilen der Arbeit keine passende Gelegenheit bot.

Zunächst sollen hier einige allgemeine Bemerkungen über besondere Schwierigkeiten beim Experimentieren mit Vögeln gemacht werden, wobei aber möglichst wenig von den Erläuterungen zu wiederholen ist, welche zum Verständnis der Einzelversuche bereits früher nötig waren. Ferner mögen an dieser Stelle einige

Erklärungsmöglichkeiten von manchen Schutzeinrichtungen an Samen und Früchten Platz finden, welche nicht gegen Vögel, sondern gegen andere Tiere zu wirken scheinen.

1. Schwierigkeiten beim Experimentieren mit Vögeln.

Wer jemals biologische Versuche anstellte, der weiß, mit wieviel Schwierigkeiten dabei zu kämpfen ist. Oft ruft ein unbedeutender, gar nicht beachteter oder erwünschter Wechsel der äußeren Bedingungen eine wesentliche Abänderung in den Befunden hervor. Auf jede Einwirkung erfolgt eine prompte, vielleicht durchaus nicht beabsichtigte Rückwirkung, und zwar wegen der großen Empfindlichkeit und Reizbarkeit der Organismen wesentlich leichter als bei anorganischen Versuchsobjekten.

Man darf sich daher nicht wundern, wenn gelegentlich bei demselben Versuche, vielleicht gar mit demselben Tiere zu verschiedenen Zeiten ganz abweichende Ergebnisse erzielt werden. Forscht man dann nach, so ist gewöhnlich irgendein kleiner, scheinbar nebensächlicher Umstand die Ursache des Widerspruches. Wenn zwei Forscher in biologischen Fragen verschiedener Meinung sind, ist es trotzdem sehr wohl möglich, daß beide richtig beobachtet haben. Vor allem kommt es auf das persönliche Wohlbehagen oder die persönliche Mißstimmung, man möchte fast sagen auf die Laune der Versuchspflanzen oder -tiere an, z. B. wird ein hungriges Tier nicht zusagende Nahrung eher verzehren als ein gesättigtes, und ein krankes Tier weist selbst Leckerbissen zurück. Man soll daher jeden Versuch mehrmals wiederholen, und zwar nicht etwa nur mit einem, sondern mit verschiedenen Einzeltieren.

Selten lassen sich die Experimente mit völlig frei lebenden Vögeln ausführen, nämlich nur dann, wenn die Tiere gewohnt sind, sich zu einer gewissen Zeit an einer bestimmten Stelle einzufinden, die von einem Verstecke aus überblickt werden kann. Selbstverständlich haben solche Wahrnehmungen einen besonderen Wert, scheitern aber oft auch an der geringen Größe der Versuchsobjekte, in unserem Falle also der Körner, die noch dazu auf der Erde liegen und deshalb schwer sichtbar sind.

In der Regel ist man also auf gefangene Tiere angewiesen. Man wird ihnen möglichst natürliche Bedingungen geben wollen, was aber bei Vögeln besonders schwer fällt. Kein anderes Tier lebt draußen so ungebunden wie gerade der Vogel; die Bewegungsfreiheit ist unbedingt nötig für sein Wohlergehen und wirkt auf den Appetit sehr anregend. Am besten nimmt man

große Flugkäfige im Freien, wie sie z. B. der Kaiserlichen Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft in Dahlem zur Verfügung stehen. Leider war ich gezwungen, alle Versuche im Zimmer auszuführen, doch suchte ich möglichst große Käfige zu wählen und auch die Temperatur bis zu einem gewissen Grade der draußen herrschenden anzupassen. Jeder Käfig enthielt entweder nur ein einziges Tier, oder doch nur solche derselben Art.

Trotzdem dürften manche Fehler unvermeidlich gewesen sein. Die natürliche, senkrechte Stellung derjenigen Fruchtstände, deren Früchte die Vögel von der Pflanze selbst zu pflücken pflegen (Fleischfrüchte, Disteln, Sonnenblume usw.), kann nur ausnahmsweise erreicht werden. Körnerfutter darf man nicht immer auf dem Boden des Käfigs ausstreuen, weil dadurch die Beobachtungen besonders bei kleinen Samen erschwert würden, wo ohnehin die Schalen bereits verzehrter Samen von unberührten Körnern manchmal nur mit Mühe zu unterscheiden sind. Während freilebende Körnerfresser jedes einzelne Korn von der Erde auflesen, haben gefangene Vögel häufig eine große Abneigung gegen diese Art der Nahrungsaufnahme; der Weg zum Futternapfe ist ihnen viel bequemer als das lange Herumsuchen. Selbst Leckerbissen bleiben manchmal unbeachtet, wenn sich die Tiere die Mühe geben müssen, sie vom Boden aufzuheben, so Capsella, Plantago und gelegentlich auch Helianthus. Im Käfige ist weniger Auswahl vorhanden, dagegen sind die vorgelegten Substanzen den Vögeln viel leichter sichtbar und erreichbar als im Freien, weil der Raum viel beschränkter ist.

Nur frisch gefangene Vögel sind verwendbar, nicht aber solche, welche in der Gefangenschaft aufgezogen worden sind. Käfigvögel können sich ihre Nahrung nicht selbst suchen, sondern müssen das ihnen Gebotene nehmen. Sie gewöhnen sich oft derart an die dargereichte Futtersorte, daß sie alles andere, was ihnen vorgelegt wird, verschmähen, selbst wenn es sehr wohl genießbar ist. Andere Tiere, die vielleicht schon länger in Gefangenschaft leben, zeigen gerade das entgegengesetzte Verhalten; sie haben sich ihr Futter zum Überdruß gefressen und stürzen sich begierig auf jede ungewohnte Erscheinung. Verschiedene Vögel unter denselben Verhältnissen erweisen sich in dieser Beziehung als ganz verschiedenartig veranlagt. Ferner sind oft die Schnabelkräfte bei freilebenden Tieren besser ausgebildet als bei gefangenen, die vielleicht immer nur „gequetschte“ Nahrung erhielten. So vermochte z. B. ein vom Vogelhändler gekaufter Dompfaff nur das

Fleisch, nicht aber die Kerne derselben Fleischfrüchte zu verzehren, von denen andere vor kurzem eingefangene Tiere derselben Art auch die Kerne mühelos vertilgten (vgl. Teil I, p. 506).

Aber auch ganz frisch gefangene Tiere sind zu Versuchen nicht geeignet, vielmehr muß stets erst einige Zeit vergehen, bis sie mit den gänzlich veränderten Lebensbedingungen vertraut geworden sind. Es ist bekannt, daß viele Vögel sofort nach dem Einfangen die Nahrungsaufnahme zunächst verweigern; manchen Arten ist die Freiheit so unentbehrlich, daß sie nach kürzerer oder längerer Zeit zugrunde gehen. Von den in der vorliegenden Arbeit benutzten Vögeln konnte der Sperling die Gefangenschaft am schlechtesten vertragen.

Anfangs machte ich vor allem den Fehler, nur hungrige Tiere anzuwenden. Zwar verlaufen dann die Versuche schneller, und häufig kann man das Verhalten der Tiere beim Fressen direkt beobachten; für die Beurteilung eines Versuches ist ja diese Kenntnis sehr wichtig, kann aber unter gewöhnlichen Umständen wegen der Scheu der Tiere gar nicht oder nur von einem Verstecke aus erlangt werden. Dafür aber findet fast alles Aufnahme, auch manches Futter, das draußen im Freien nur zur Zeit der höchsten Not angegriffen würde. — Einmal gingen besonders empfindliche Tiere ein (einige Blaumeisen). Die Nahrung war ihnen auf einige Stunden entzogen worden; sie hatten von einem gar nicht zusagenden Futter nur wenige Bissen verzehrt und waren nach kurzer Zeit verhungert. Natürlich glaubte ich zunächst, die verfütterte Substanz sei schuld an ihrem Tode, bis endlich weitere Versuche den Sachverhalt aufklärten.

Später zog ich dann gesättigte Tiere zu den Versuchen heran mit dem Erfolge, daß sie alles liegen ließen außer Leckerbissen. Richtige Ergebnisse erhält man am besten, wenn man halbgesättigte Tiere nimmt. Bei den Einzelversuchen führte ich schon wiederholt an, daß es vorteilhaft ist, die Nahrung ungefähr für eine halbe Stunde vor Beginn des Versuches zu entfernen. Auch empfiehlt es sich, neben der zu untersuchenden Substanz noch etwas von dem alltäglichen Futter in den Käfig hinein zu tun, aber kein Mischfutter, sondern der leichteren Unterscheidung halber nur eine Sorte, z. B. Hanf.

Wenn man so verfährt, werden auch unnötige Tierquälereien vermieden, die nach Möglichkeit zu unterlassen das aufrichtige Bestreben eines jeden Biologen ist.

Mit den im ersten und zweiten Teile der Arbeit vorliegenden Ausführungen sind die Schutzeinrichtungen gegen unbefugten Vogelfraß keinesfalls erschöpft worden, sondern es war nur eine beschränkte Auswahl möglich. Ich bin mir sehr wohl bewußt, daß das Versuchsmaterial bei weitem nicht ausreicht und nur einen kleinen Beitrag zu der gestellten Aufgabe liefern kann. Wollte man eine völlige Klärung erreichen, so müßten zahlreiche Experimente mit mehreren Einzeltieren, mit jeder verschiedenen Vogelart und mit allen Samen- oder Fruchtarten in verschiedenen Reifezuständen angestellt werden. Man kann sich leicht vorstellen, welche unglaubliche Fülle von Arbeit dabei herauskommen würde.

Die gewonnenen Ergebnisse gelten nur für die von mir angewandten Vögel einerseits und Samen und Früchte andererseits. Ich bedauere sehr, daß mir nicht noch andere Vogelarten in gewünschter Menge zur Verfügung standen; überhaupt war die Beschaffung einwandfreien Vogelmaterials recht schwierig. Sicherlich würden andere Vögel in mancher Beziehung andere Befunde geben; die verschiedene Leistungsfähigkeit, Schnabelbeschaffenheit und Größe hat entschieden Einfluß auf die Genießbarkeit oder Ungenießbarkeit der vorgelegten Samen und Früchte.

Streng genommen ist es auch nicht richtig, von mehreren Pflanzenarten und Gattungen auf ganze Familien zu schließen, sofern man nicht alle Einzelglieder untersucht hat. Trotzdem wurde versucht, in den vorliegenden Ausführungen einen Überblick über das Ganze zu gewinnen, soweit es möglich war. Dieser Überblick ist jedoch nur als bescheidener Versuch aufzufassen; ich zweifle keinen Augenblick daran, daß er sehr lückenhaft ist und daß weitere Arbeiten noch viel Neues zutage fördern werden.

2. Schutzeinrichtungen gegen andere Tiere.

Zum Schlusse möchte ich noch ein paar Beobachtungen erwähnen, welche sich mir im Laufe der Untersuchungen aufgedrängt haben, ohne daß sie in den Rahmen des gestellten Themas paßten. Es handelt sich dabei um Einrichtungen, die ohne weiteres als Schutzmittel gegen Tierfraß erkennbar sind, die aber nicht gegen Vögel wirken können.

Bereits bei der Besprechung der fleischigen Früchte (Teil I. p. 477—479) wies ich auf die Borstenhaare hin, welche im Inneren der Früchte von Rosa-Arten massenhaft vorkommen.

Die Vermutung lag nahe und wurde auch experimentell begründet, daß diese Gebilde für Vögel ohne Belang sind.

Über die Funktionen dieser Haare ist meines Wissens bis jetzt nichts bekannt. Nach eingehender Untersuchung der Frage glaube ich ihre Bedeutung darin gefunden zu haben, daß sie als Schutzeinrichtung gegen Mäuse wirken, welche unbefugterweise den harten Kernen (nicht dem Fleische!) der Hagebutten nachstellen. Eine ausführliche Erörterung dieser Frage soll hier unterbleiben, da sie für einen Anhang viel zu umfangreich sein würde; sie bleibt einer späteren Arbeit vorbehalten.

Ferner fiel mir bei der chemischen Untersuchung mancher Kerne auf, daß sich peripherisch in der Schale schlecht schmeckende Substanzen anhäufen, vor allem Gerbsäuren, z. B. bei Berberis vulgaris, Vitis vinifera, Ribes grossularia, R. rubrum, Sorbus aucuparia, Viburnum opulus und V. lantana. Diese tanninhaltigen Schichten werden bereits lange vor der Reife angelegt. Ohne Zweifel wird man bei genauerer Nachforschung noch andere auf den Geschmackssinn unangenehm wirkende Substanzen zeigen können, auch in den Schalen anderer Kerne.

Gegen Vögel sind diese Stoffe aus zweierlei Gründen wirkungslos (vgl. Teil I, p. 465). Zunächst schlingen die Weichfresser ihre Nahrung unzerkleinert hinunter, sodaß die Kerne keinerlei Geschmacksempfindung hervorrufen können. Außerdem ist ja der Geschmackssinn der Vögel gegenüber solchen widerwärtigen Substanzen recht unempfindlich.

Die Bedeutung der geschilderten Einrichtungen erhellt vielmehr aus Erfahrungen, die jedermann selbst schon gemacht hat. Wenn man beim Verzehren von Johannis-, Stachel- oder Weinbeeren zufällig einmal auf einen Kern beißt, nimmt man sofort einen intensiv bitteren und zusammenziehenden Geschmack wahr und hütet sich deshalb, ein zweites Mal einen Kern zu verletzen. — Ebenso dürfte es den Säugetieren beim Vertilgen solcher und ähnlicher Fleischfrüchte ergehen. Auf diese Art wird die drohende Vernichtung der Kerne durch Säugetiere vermieden, obwohl sie im Gegensatze zu den Weichfressern nach der Ausbildung ihrer Kauwerkzeuge sehr wohl dazu imstande wären.

Sogar im Fruchtfleische mancher Fleischfrüchte kann man ähnliche schlecht schmeckende Stoffe nachweisen, z. B. Tannin in unreifen Früchten von Rhamnus cathartica,

Cornus sanguinea, Ribes grossularia, R. rubrum, Pirus communis, Prunus cerasus, Prunus spinosa, Fragaria vesca, Viburnum opulus und V. lantana. Gewöhnlich nehmen die Gerbstoffe von innen nach außen immer mehr zu, sodaß die reichste Schicht in oder unter der Schale liegt, aber auch im Inneren verstreut etwas Tannin vorhanden ist. Selbst nach der Reife bleiben die Gerbsäuren oft im Fruchtfleische erhalten, wenn auch in geringerer Menge. Außer ihnen finden sich in unreifen Fleischfrüchten noch viele andere widerwärtige Stoffe, z. B. bittere oder giftige Glykoside und zahlreiche Säuren. Zum Teil besitzen auch die ausgereiften Früchte noch solche und ähnliche Substanzen, wie aus dem sehr häßlichen Geschmacke der Früchte von Rhamnus-, Cornus- und Viburnum-Arten gefolgert werden muß. Genaueres über die in reifen Fleischfrüchten vorkommenden Einrichtungen chemischer Art, welche auf die Sinnesorgane mancher Tiere abschreckend wirken können (Gerbsäuren, andere Säuren, Bitterstoffe, Alkaloide, Glykoside, ätherische Öle und sonstige giftige Substanzen) ist im ersten Teile p. 480—484 zu ersehen.

Bei den unreifen Fleischfrüchten ist der Wert dieser Eigenschaften des Fruchtfleisches völlig klar. Es darf nicht verzehrt werden, weil die Samen noch nicht die nötige Ausbildung erfahren haben. Schwieriger liegen die Verhältnisse bei denjenigen reifen Früchten, welche den schlechten Geschmack bewahrt haben. Vielleicht soll der unbefugte Fraß gewisser Tiere verhindert werden, die das weiche Fleisch stückchenweise vertilgen, ohne dabei die Kerne zu verbreiten; z. B. wäre an manche gefräßige Schneckenarten, mehrere Raupen, Würmer und einige kleinere Säugetiere zu denken. Die widerlich schmeckenden Arten haben vor den angenehmen den Vorteil, daß sie von solchen Tieren nicht angegangen werden können und trotzdem für Vögel genießbar bleiben. Allerdings ist dann ebensogut der befugte Fraß der Säugetiere unmöglich; wenn wir aber bedenken, daß schlecht schmeckende Fleischfrüchte gewöhnlich an Standorten wachsen, die nur für Vögel leicht erreichbar, für Säugetiere aber unzugänglich sind (vgl. Teil I, p. 474), so scheint dieser Einwand wesentlich gemildert zu sein.

Auch Versuche mit Schnecken habe ich angesetzt. Als Versuchstiere fanden zwei Arten Verwendung, nämlich Limax agrestis und Arion empiricorum. Beide Tiere erhielten halbreife Stachel- und Johannisbeeren als Futter. Das Ergebnis war das

erwartete; ganze Beeren wurden nicht angerührt, halbierte von innen heraus bis auf die tanninhaltigen peripherischen Schichten ausgefressen. — Weitere Experimente mit passenderen Fleischfrüchten, besonders mit solchen Arten, die sogar reif unserem Geschmacke nicht zusagen, konnte ich bis jetzt nicht anstellen; auch ein Befragen der einschlägigen Literatur war mir nicht möglich, denn durch näheres Eingehen auf diesen Gegenstand würde ich zu sehr vom eigentlichen Ziele der vorliegenden Arbeit abgeirrt sein.

Zweifellos gibt es auch eine ganze Anzahl nichtfleischiger Samen und Früchte, die in der Peripherie, vielleicht auch im Inneren, mit schlecht schmeckenden oder riechenden, vielleicht gar giftigen Stoffen versehen sind (vgl. Teil I, p. 484). Genauere Untersuchungen dieser Frage, welche sich über alle Samen und Früchte (reif und unreif, fleischig und nichtfleischig) erstrecken müßten, würden interessant sein und einige Aussicht auf Erfolg bieten.

Literaturverzeichnis für beide Teile.

Bath, Die Geschmacksorgane der Vögel. Dissertation, Berlin 1906.

Birger, Über endozoische Samenverbreitung durch Vögel. Svensk Botanisk Tidskrift, Stockholm 1907.

Botezat, Geschmacksorgane und andere nervöse Endapparate im Schnabel der Vögel. Biolog. Zentralbl. 1904, Bd. XXIV.

Brehms Tierleben, Vögel. 1891.

Briquet, Recherches anatomiques et biologiques sur le fruit du genre Oenanthe. Genève 1899.

Bruyning, Beiträge zur Kenntnis unserer Landbausämereien. Die Hartschaligkeit der Samen des Stechginsters (Ulex Europaeus). Journal für Landwirtschaft, Bd. XLI.

Buchwald, Die Verbreitungsmittel der Leguminosen des tropischen Afrika. Englers botanische Jahrbücher 1895.

Campagna, Ricerche sulla disseminazione per uccelli carpofagi. Malpighia 1907, Vol. XXI.

Czapek, Biochemie der Pflanzen. Jena 1905.

Dammer, Polygonaceen-Studien I. Die Verbreitungsausrüstungen der Polygonaceen. Englers botanische Jahrbücher 1892.

Detto, Über die Bedeutung der ätherischen Öle bei den Xerophyten. Flora 1903.

Focke, Die Verbreitung der Pflanzen durch Tiere. Kosmos 1881, Bd. V.

Ders., Die Verbreitung beerentragender Pflanzen durch die Vögel. Abhandl. d. naturwiss. Vereins Bremen 1889, Bd. X, H. 1.

HILDEBRAND, Die Verbreitungsmittel der Pflanzen. Leipzig 1873.

HOLMBOE, Notizen über die endozoische Samenverbreitung der Vögel. Nyt Magazin f. Naturvidensk., Christiania 1900.

HUSEMANN-HILGER, Die Pflanzenstoffe. 2 Bände. Berlin 1882 u. 1884.

HUTH, Die Anpassungen der Pflanzen an die Verbreitung durch Tiere. Kosmos 1881, Bd. V, H. 4.

Ders., Die Verbreitung der Pflanzen durch die Exkremente der Tiere. Sammlung naturwiss. Vorträge III[1], Berlin 1889.

JUDD, Birds as Weed Destroyers. Yearbook of Department of Agriculture for 1898.

KEMPSKI, Über endozoische Samenverbreitung und speziell die Verbreitung von Unkräutern durch Tiere auf dem Wege des Darmkanals. Dissertation, Rostock 1906.

KERNER, Pflanzenleben. 2 Bände. Leipzig 1887 u. 1891.

KNIEP, Über die Bedeutung des Milchsaftes der Pflanzen. Flora 1905.

KRONFELD, Zur Biologie der Mistel. Biolog. Zentralbl. 1887.

LOOSE, Die Bedeutung der Frucht- und Samenschale der Compositen für den ruhenden und keimenden Samen. Dissertation, Berlin 1891.

LUDWIG, Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. Stuttgart 1895.

LUNDSTRÖM, Einige Beobachtungen über die Biologie der Frucht. Upsala 1885.

MARLOTH, Über mechanische Schutzmittel der Samen gegen schädliche Einflüsse von außen. Englers botanische Jahrbücher 1883, Bd. IV.

NOBBE, Handbuch der Samenkunde. Berlin 1876.

PAGENSTECHER, Allgemeine Zoologie 1877, Bd. II.

PEYER, Biologische Studien über Schutzstoffe. Dissertation, Jena 1911.

PFEIFFER, Die Arillargebilde der Pflanzensamen. Englers botanische Jahrbücher 1891, Bd. XIII.

RÖRIG, Magenuntersuchungen land- und forstwirtschaftlich wichtiger Vögel. Arbeiten a. d. Kaiserl. Biolog. Anstalt f. Land- u. Forstwirtschaft, Bd. I. Berlin 1900.

Ders., Die wirtschaftliche Bedeutung der Vogelwelt als Grundlage des Vogelschutzes. Mitteilungen a. d. Kaiserl. Biolog. Anstalt f. Land- u. Forstwirtschaft, H. 9. Berlin 1910.

SCHMID, Bau und Funktionen der Grannen unserer Getreidearten. Botanisches Zentralbl. 1898, IV.

SCHWARTZ, Beiträge zur Ernährungsbiologie unserer körnerfressenden Singvögel. Arbeiten a. d. Kaiserl. Biolog. Anstalt f. Land- u. Forstwirtschaft 1908, Bd. VI.

Ders., Saatenschutz gegen Krähen. Mitteilungen a. d. Kaiserl. Biolog. Anstalt f. Land- u. Forstwirtschaft 1909, H. 8.

Sernander, Den Skandinaviska Vegetationens Spridningsbiologi. (Zur Verbreitungsbiologie der skandinavischen Pflanzenwelt.) Upsala 1901.

Stahl, Pflanzen und Schnecken. Jena 1888.

Wiedersheim, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 1906.

Einige Arbeiten, welche für das vorliegende Thema nur von geringer Bedeutung sind, wurden im Literaturverzeichnis nicht besonders erwähnt; sie sind aber an den betreffenden Stellen des Textes als Fußnoten zu finden.

Zur Kenntnis des feineren Baues von Echinoptilum.

Von

E. Sachs.

Mit 4 Textfiguren.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Breslau.)

Eine der merkwürdigsten Formen, welche die deutsche Tiefsee-Expedition mitgebracht hat, ist die Pennatulide Echinoptilum echinatum. Die Gattung Echinoptilum ist überhaupt sehr interessant, denn noch vor wenigen Jahren wurde ihre Existenz völlig bezweifelt. So hielt sie JUNGERSEN für das Fragment einer Pavonaria, die ihre Achse eingebüßt haben sollte. In der Bearbeitung der Seefedern der deutschen Tiefsee-Expedition ist Echinoptilum zu einer der wichtigsten Formen geworden, weil sie als Übergang zwischen den radiären und den bilateral symmetrisch gebauten Formen anzusehen ist. Es war mir daher sehr willkommen, daß ich von Herrn Professor KÜKENTHAL sowohl die bereits vorhandenen Schnittserien als auch noch unverarbeitetes Material von dieser interessanten Form zur eingehenderen Untersuchung erhielt. Wie die nachfolgenden Ausführungen erweisen werden, war es mir möglich, einige Ergänzungen zu der von KÜKENTHAL (4) gegebenen Beschreibung des Kanalsystems dieser Form zu liefern.

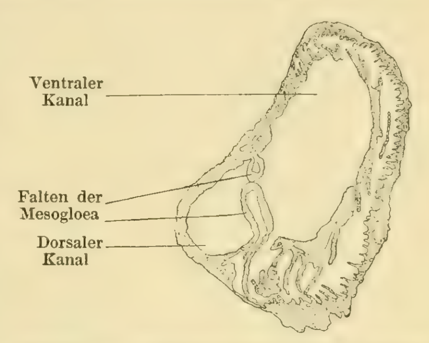
Bevor ich dazu übergehe, möchte ich kurz das wiederholen, was KÜKENTHAL angibt: „Im unteren Stielteil sieht man nur zwei Kanäle verlaufen, die durch eine kräftige transversale Längsscheidewand getrennt sind. Die beiden Kanäle sind der ventrale und der dorsale, von denen der erstere ein etwas größeres Lumen besitzt. Die beiden Kanäle gehen bis in das zugespitzte Stielende hinein und stehen hier durch seitliche Spalten, welche das Septum durchbrechen, miteinander in Verbindung. In der Höhe der Stielmitte verdickt sich das Septum bedeutend und etwas weiter ober-

halb treten an beiden Enden dieses Septums die beiden lateralen Kanäle auf. Zunächst sind diese noch sehr klein, gewinnen dann aber sehr schnell ein größeres Lumen und bilden am Übergang vom Stiel zum Kiel ein paar große Hohlräume, die durch ein schmales dorsoventrales Längsseptum voneinander getrennt sind, während von den beiden medianen Längskanälen der dem nackten Kielstreifen anliegende, also der ventrale Kanal etwas größer ist als der entgegengesetzte dorsale. In der Region, in welcher sich der nackte Kielstreifen nach oben verschmälert, ändert sich das Bild des Querschnittes. Die lateralen Kanäle werden sehr viel kleiner und nur die beiden medianen weisen noch ein größeres Lumen auf. Im mittleren Kielteil liegen die Verhältnisse ähnlich, nur sind besonders die beiden lateralen Kanäle noch kleiner geworden. Unterhalb der Spitze des Polypars verschwinden zuerst die beiden lateralen Kanäle, dann der ventrale und zuletzt der dorsale.“ Ferner beschreibt KÜKENTHAL kurze Kanäle, die dadurch entstehen, daß die zentrale Mesogloea Falten bildet, die stellenweise verwachsen. Diesen schreibt er keine besondere Bedeutung zu. Schließlich werden zwei kurze aber weite Längskanäle in der oberen Stielregion als „akzessorische Kanäle“ erwähnt. „Diese und die Achsenscheide der achsentragenden Formen mögen von einer gemeinsamen Grundlage aus entstanden sein, nämlich von entodermalen Zellen aus, die als Strang oder Kanal die zentral gelegene Mesogloea, in welcher die Septen der Hauptkanäle zusammenstoßen, durchziehen.“

Ich gehe nunmehr zu meinen eigenen Untersuchungen über. An Querschnitten durch das äußerste Stielende kann man sehen, daß die beiden Hauptkanäle nicht bis ganz hinab ziehen. Denn das sog. Septum terminale — die Scheidewand, die den ventralen vom dorsalen Hauptkanal trennt — geht nicht als geschlossene Wand vom Stielende aus, vielmehr ist der Verlauf folgender: die äußere Mesogloea bildet an zwei einander gegenüberliegenden Stellen Falten nach innen (Fig. 1), die immer näher aneinander treten und sich schließlich zum Septum terminale vereinigen (Fig. 2.) Dort aber, wo es noch nicht geschlossen ist, liegt ein Hohlraum, von dem aus die beiden medianen Hauptkanäle ihren Ursprung nehmen, durch den sie also miteinander in Verbindung stehen. Das Stielende zeigt eine ganz leichte Anschwellung, die schwache Andeutung einer Endblase.

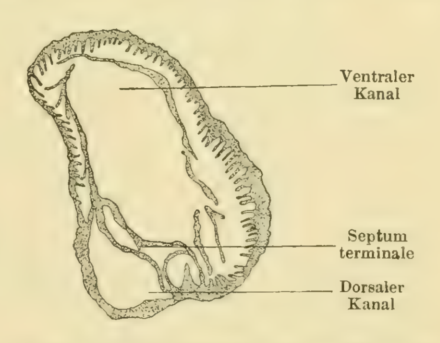
An Längsschnitten durch Renilla amethystina sieht man, daß auch bei dieser Form das Septum terminale nicht bis ins Stielende

reicht, sondern daß die beiden medianen Hauptkanäle in einen gemeinsamen Hohlraum übergehen. Ob auch hier — wie bei Ech. ech. — Faltenbildung vorliegt, konnte ich nicht feststellen, doch kann man annehmen, daß die Bildung des Septums hier ebenso vor sich geht. Andere Formen, wie Anthoptilum grandifl. und Pteroeides griseum — nach NIEDERMEYER — dagegen, haben ein vom Stielende aus geschlossen ausgehendes Septum.



Textfig. 1. Querschnitt durch das Stielende.

Nun ist nach WILSON (1) — hier zitiert nach JUNGERSEN (2) — das Stielseptum durch Vereinigung der dorsalen Septen des Primärpolypen gebildet. Daß die erwachsenen Kolonien von Renilla und Ech. noch diese Entstehung erkennen lassen, ist, meines Erachtens, als ein primitiveres Verhalten gegenüber anderen Formen aufzufassen, bei denen dies nicht der Fall ist. Und dies entspricht wieder der Theorie KÜKENTHALS, der die radiär gebauten Formen und mit ihnen die Echinoptiliden als die ursprünglicheren betrachtet.

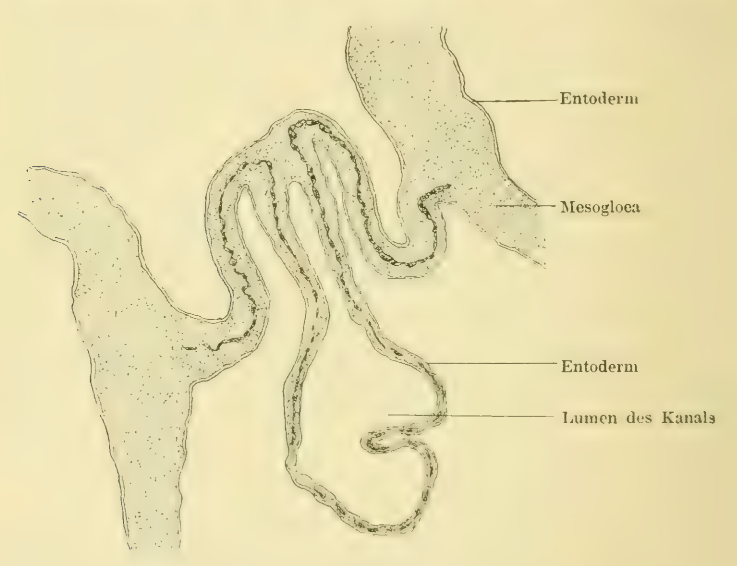


Textfig. 2. Querschnitt durch das Stielende.

In der Gegend der Stielmitte findet sich in der Mesogloea des Septums eine Anhäufung von Zellen, die von Hornfasern durchzogen ist. Es dürfte sich hier um „in der Mesogloea eingelagerte Zellstränge entodermalen Ursprunges“ handeln, von denen nach KÜKENTHAL die Bildung der Achse ausgeht. So ist bei dieser Form die Achse schon vorgebildet, doch noch nicht zur Entwicklung gelangt.

Stielporen waren an Längsschnitten nicht zu sehen, wenigstens ließen sie sich nicht mit Sicherheit konstatieren. Doch läßt der ganze Bau des Stielendes darauf schließen, daß Stielporen vorhanden sein dürften. Das geht vor allem aus der Anordnung der Muskulatur hervor. Die Ringmuskulatur, die die Lamellen der

peripheren Kanäle auskleidet, ist hier viel stärker ausgebildet als weiter oben, ebenso wie die Ringmuskulatur, die am Grunde des entodermalen Epithels der Hauptkanäle liegt. Letzteres ist besonders auffallend am Septum terminale, während im peripheren Teil der Kanäle die Verstärkung viel geringer ist. Ähnliche Verhältnisse beschreibt NIEDERMEYER für Pennatula und Pteroeides (5). Da er nun bei diesen Formen auch Stielporen nachweisen konnte, läßt sich annehmen, daß auch bei Ech. ech. Poren vorhanden sind. Freilich wäre es gerade bei dieser Form interessant gewesen zu sehen, ob nur eine Stielpore oder — wie bei denjenigen Formen, deren Hauptkanäle bis ins Stielende ziehen — zwei vorhanden



Textfig. 3. Höherer Stielquerschnitt (dorso-ventrales Septum).

sind. Schließlich muß noch eine eigentümliche Bildung erwähnt werden, die im äußersten Ende des Stieles liegt. Es ist eine Verdickung der äußeren Mesogloea nach innen zu, welche Muskulatur enthält und zweifellos eine Art von Verschlußeinrichtung darstellt.

Gegen das obere Ende des Stieles zu und dort, wo der Stiel in den Kiel übergeht, ist das dorsoventrale Septum, das die beiden lateralen Kanäle trennt, sehr stark gefaltet. Indem nahe an der dorsalen und ventralen Grenze des Septums, dort wo die Faltung beginnt, eine Verschmelzung stattfindet, entsteht an einer Stelle ein Kanal (Fig. 3), der aber nur sehr kurz ist und wohl weiter keine Bedeutung hat. Es dürfte sich hier um einen ähnlichen Kanal handeln, wie

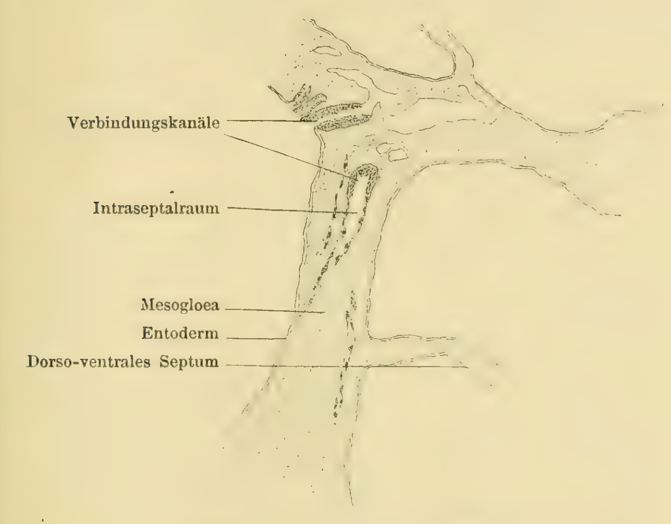
diejenigen sind, die KÜKENTHAL in der unteren Stielhälfte beschreibt. Weiter oben verschwindet die Faltung des Septums, es wird breiter und liegt ziemlich gestreckt. — Was die Weite der Hauptkanäle betrifft, so wäre noch zu bemerken, daß der ventrale Hauptkanal wohl ein viel größeres Lumen hat als der dorsale und die beiden lateralen, aber nur in der Region des nackten Kielstreifens. In den höheren Teilen des Kieles verliert sich dieser Unterschied. Unterhalb der Spitze des Polypars verschwinden, wie bereits KÜKENTHAL angibt, zuerst die beiden lateralen Kanäle, dann der ventrale, zuletzt der dorsale. Dieser letztere endigt in einem Zooid, d. h. er steht in direkter Verbindung mit dem Gastralraum eines Zooids, das also als Terminalzooid aufzufassen ist. Auch hier findet sich wieder ein primitiveres Verhalten gegenüber anderen, bilateral-symmetrisch gebauten Formen, an denen Terminalpolyp oder -zooid nicht mehr aufzufinden waren.

Im unteren Teil des Polypars zeigt es sich sehr deutlich, wie die Entwicklung des Kanalnetzes von der Ausbildung der Polypen abhängig ist. Die Parietalkanäle, die an der Seite des nackten Kielstreifens liegen, erscheinen gegen die im Stiel gelegenen nicht verändert. Es sind die mit Längsmuskulatur ausgekleideten Kanäle, die sich in die von Ringlamellen umschlossenen Hohlräume fortsetzen. Wo aber die Polypen und Zooide sitzen, beginnt die Ausbildung neuer Längskanäle, die z. T. als Fortsetzungen der Gastralräume entstehen. Im oberen Teil des Kieles, wo der nackte Kielstreifen verschwunden ist und die Polypen und Zooide radiär um den ganzen Kiel angeordnet sind, ist das Kanalnetz nach allen Seiten hin vollständig entwickelt. Daß diese Längskanäle sehr unregelmäßig in ihrer Anordnung und ihrem Verlauf sein müssen, geht schon daraus hervor, daß mit jedem neuen Polypen und mit jedem Zooid ein Kanal entsteht. Es bilden sich also im Verlaufe des Kieles immer neue, verhältnismäßig kurze Längskanäle aus, die mit den Hauptkanälen in Verbindung stehen. Diese Verbindung ist geschaffen durch die schon von KÜKENTHAL beschriebenen kurzen Kanälchen, die eine starke Ringmuskulatur besitzen. Interessant ist es, daß diese Kanäle fast ausschließlich auf der dorsalen und ventralen Seite vorkommen, ich fand nur einen solchen Kanal, der in einen lateralen Kanal führte. Das läßt darauf schließen, daß die Funktion der beiden lateralen Kanäle eine andere sein muß, als die der beiden medianen. Denn wenn auch über die Funktion der einzelnen Kanäle noch nichts bekannt ist, soviel muß man doch annehmen, daß sie mit der Wasserversorgung in einem

gewissen Zusammenhang steht. Man kann sich vorstellen, daß die lateralen Kanäle sich verhältnismäßig langsam mit Wasser füllen und gefüllt bleiben oder daß wenigstens nur ein sehr geringer Wasserwechsel stattfindet. Die beiden gefüllten Kanäle würden dann, da es sich um eine achsenlose Form handelt, gleichsam eine Art Ersatz für die Achse bilden und der ganzen Kolonie als Stütze dienen. Auf der ventralen Seite finden sich die oben erwähnten Verbindungskanälchen viel zahlreicher als auf der dorsalen. Was das Epithel dieser Kanäle betrifft, sagt Kükenthal: ,,Es treten sehr zahlreiche kleine ovale Kerne auf, und es hat ganz den Anschein, als ob diese Entodermzellen bewimpert gewesen wären.“ Dieser Meinung kann ich mich nicht anschließen. Es fehlen vor allem die Basalkörper, die sonst immer dort auftreten, wo Bewimperung vorhanden ist. Wenn man das Epithel dieser Kanäle mit der Siphonoglyphe der Zooide vergleicht, sieht man, daß der Unterschied zwischen den beiden Epithelien bedeutend ist. Ganz besonders zahlreich treten diese Kanälchen in der Spitze des Polypars auf. Es scheint also, daß in dieser Region der Wasseraustausch zwischen Polypen und Kanälen besonders lebhaft ist. Was die sog. ,,Intraseptalräume“ und die ,,kapillären Ernährungsgefäße“ betrifft, so bespricht Niedermeyer in einer neuen noch nicht publizierten Arbeit über Veretillum cynomorium diese Frage eingehend, und zwar ist er der Ansicht, daß es sich hier um Zellstränge handelt, die aus den Gallertzellen der Mesogloea hervorgegangen sind. In diesen Zellsträngen kann ein Lumen entstehen, das manchmal ganz bedeutend ist. Ich glaube, daß sich die Sache bei Ech. ech. ebenso verhält. Diese Zellstränge und die aus ihnen hervorgegangenen Kanäle bilden ein zusammenhängendes Netz, das in Beziehung zum übrigen Kanalsystem tritt. Man kann stellenweise sehr deutlich den Zusammenhang mit den Hauptkanälen sehen. An einer Stelle im Kiel sieht man auch, wie eines der früher erwähnten Verbindungskanälchen sich in einen solchen ,,Intraseptalraum“ öffnet (Fig. 4).

Noch einen Punkt möchte ich hier erwähnen. Kükenthal bringt die Pennatuliden in zwei Gruppen, ,,von denen die erstere vier bis zum untersten Stielende reichende, ungefähr gleich weite Hauptkanäle aufzuweisen hat, während die zweite Gruppe diejenigen Formen umfaßt, bei denen die lateralen Kanäle nicht bis zum untersten Stielende hinabreichen. Hier finden sich nur die beiden medianen Kanäle vor, die durch eine longitudinale Scheidewand, das ,,Septum terminale“ Köllikers voneinander getrennt sind. —

„Zu der ersteren Gruppe gehören Formen, deren Polypen und Zooide mehr oder minder deutlich um den Kiel herum angeordnet sind. Bei den anderen Arten dagegen mit schärfer ausgesprochener bilateraler Anordnung der Polypen sind die Lateralkanäle kürzer und gehen verschieden weit in den Stiel hinab, aber nicht bis zum Ende.“ — „Wenn es auch sehr schwierig sein dürfte, die Funktion jedes einzelnen der vier Hauptkanäle genau festzustellen, so dürfte doch zwischen den vier Hauptkanälen, insbesondere ihrer Länge



Textfig. 4. Teil eines Längsseptum im Kiel.

und Weite und der Anordnung der Polypen und Zooide am Kiele eine bestimmte Korrelation bestehen.“ Ich glaube nun, daß eine viel deutlichere Korrelation zwischen dem Vorhandensein einer Achse und der Länge der Lateralkanäle besteht. Aus der unten nachfolgenden Zusammenstellung geht hervor, daß bei denjenigen Formen, die keine Achse haben, die lateralen Kanäle ungleich kürzer sind als bei den anderen. Besonders deutlich ist dies bei Renilla. Etwas weiter reichen sie bei Ech. ech., am tiefsten gehen sie bei Actinoptilum molle, doch reichen sie auch hier nicht bis ins Stielende, sondern beginnen etwas unterhalb der Stielmitte. Dagegen sind bei den meisten Formen, die eine Achse haben, die lateralen Kanäle ebenso lang wie die medianen, bei einigen etwas kürzer, doch zumeist in gleicher Höhe wie die Achse (Funiculina quadr.) oder doch etwas oberhalb des unteren Achsenendes (Pteroeides gris.) beginnend.

Cavernularia. — Radiär. — Achse. — Vier Kanäle bis ins Stielende.

Veretillum. — Radiär. — Achse. — Vier Kanäle bis ins Stielende.

Echinoptilum. — Beginnende Bilateralität. — Keine Achse. — Lateralkanäle bis zur Stielmitte.

Actinoptilum. — Radiär. — Keine Achse. — Lateralkanäle in der unteren Stielhälfte.

Renilla. — Bilateral. — Keine Achse. — Lateralkanäle erst im Kiel.

Kophobelemnon. — Bilateral. — Achse. — Lateralkanäle in der unteren Stielhälfte.

Anthoptilum. — Bilateral. — Achse. — Lateralkanäle bis ins Stielende.

Funiculina. — Bilateral. — Achse. — Lateralkanäle in der Höhe des Achsenendes beginnend.

Umbellula. — Verticill. — Achse. — Lateralkanäle bis ins Stielende.

Virgularia. — Pennif. — Achse. — Lateralkanäle nicht ganz bis ins Stielende.

Pennatula. — Pennif. — Achse. — Lateralkanäle nicht ganz bis ins Stielende.

Pteroeides. — Pennif. — Achse. — Lateralkanäle etwas oberhalb des unteren Achsenendes beginnend.

Über den Bau der Polypen und Zooide ist nichts Besonderes zu sagen. Die Orientierung ist derart, daß die dorsale Seite der Rhachis zugekehrt ist (adaxiale Seite). Der Größenunterschied zwischen Polypen und Zooiden ist ziemlich groß, da die erwachsenen Polypen, wenigstens im allgemeinen, etwa neunmal so groß sind wie die Zooide. Interessant ist es, daß ich zwei Polypen fand, deren Schlundrohr eine schmale kurze, aber sehr deutliche Siphonoglyphe aufwies. Auch sah ich einmal ein Zooid, das sich in der Wand eines Polypen ausgebildet hatte.

Schließlich möchte ich noch zwei biologisch interessante Tatsachen erwähnen.

Im Stielende von Ech. ech. fand ich zwei Parasiten, die wahrscheinlich Entwicklungsstadien von Amphipoden sind. Außerdem aber fanden sich bei einigen Polypen, teils im Schlundrohr, teils im Gastralraum, Reste von Diatomeenschalen. Jedenfalls also bilden Diatomeen einen Teil der Nahrung dieser Form.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

1) 1883. EDM. B. WILSON, The development of Renilla. Phil. Transactions, R. S., p. 723.
2) 1888. H. F. E. JUNGERSEN, Über Bau und Entwicklung der Kolonie von Pennatula phosphorea. Z. f. w. Zool., Bd. XLVII.
3) 1911. A. NIEDERMEYER, Studien über den Bau von Pteroeides griseum (Bohadsch).
4) 1911. W. KÜKENTHAL und H. BROCH, Pennatulacea, in: Wiss. Ergebnisse d. deutsch. Tiefsee-Exp., Bd. XIII.
5) 1912. A. NIEDERMEYER, Über den Verschlußmechanismus der Stielporen bei Pennatula und Pteroeides. Zool. Anzeig., Bd. XXXIX.

Medizinische und botanische Erläuterungen zu Aristophanes.

Von

Dr. med. et phil. **Friederich Kanngiesser** (Braunfels).

Daß man im erleuchteten Athen des Aristophanes in hygienischer Hinsicht noch weit zurück war, erhellt aus einigen Stellen des Comödienschreibers. Zur Reinigung der Hände nach der Mahlzeit bediente man sich eines Stücks Brot, des sog. Abwischbrots (*ἀπομαγδαλία*: von *ἀπομάττω*: abwischen), das man dann den Hunden vorwarf. Doch scheinen auch arme Bettler sich von solchen Abfällen ernährt zu haben (vgl. Ar. Equ. 413 u. 823). Die Obolen, das Kleingeld, trug man im Munde mit sich (vgl. Ar. Vesp. 800). Der Vater gab seinem Kinde einen obolenbeschwerten Kuß (ibidem 616). Wurden minderwertige Münzen geprägt, dann hatte man gleich „den ganzen Mund voll Kupferlingen" (Ar. Eccl. 840). Daß bei solchem Usus Münzen sehr häufig verschluckt wurden — eine, wie wir von den Kindern wissen, bei denen mit Pfennigstücken das heute noch häufig vorkommt, übrigens meist harmlose Sache; die Münzen gehen nach Tagen oder Monaten per vias naturales wieder ab — ist klar und wird ein solcher Fall auch von Aristophanes (Av. 501) berichtet. Auch den Toten gab man (vgl. Apulejus: Amor und Psyche) Kleingeld in den Mund mit zur Begleichung der Überfahrt mit Charons Nachen. Außer über ein so sehr hygienisches Portemonnaie, verfügten die Griechen in Anbetracht der teuren Papierpreise, auch über einen anderen Bedarfsartikel, der an die diesbezüglichen Hölzchen der Wilden erinnert, denn die Diener *ἀποψῶνται λίθοις* (Steinchen), die Bürger *σκοροδίοις* (Knoblauchsblätter). In der Lysistrate (17) und in der Thesmophorienfeier (692) erwähnt Aristophanes das *ψωμίζειν*, das Füttern der kleinen Kinder durch die Mütter mit vorgekauten Bissen [*ψωμός* = ein Mund voll, ein Bissen]. Lysistrate 861 wird ein *παῖς ἄθηλος* ein ungesäugtes Bübchen erwähnt, das nach der *μαμμία* ruft. Die Athenerinnen dehnten die Stillzeit demnach sicher länger aus,

fast wie in Polynesien, wo sogar noch 5jährige Kinder die Brust nehmen. Schädlich für die Gesundheit der Kinder ist diese mehrjährige Muttermilchgabe gewiß nicht. — Nicht übel ist, was Penia: die Armut, über den Plutos: den Reichtum und über sich sagt (Pl. 559): „*παρὰ τῷ μὲν γὰρ ποδαγρῶντες, καὶ γαστρώδεις, καὶ παχύκνημοι, καὶ πίονές εἰσιν ἀσελγῶς. παῤ ἐμοὶ δ' ἰσχνοὶ καὶ σφηκώδεις, καὶ τοῖς ἐχθροῖς ανιαροί.*“ Man vergleiche hierzu die bekannten Worte, die Shakespeare den Julius Caesar sagen läßt: „Let me have men about me that are fat; sleek-headed men and such as sleep o' nights. Yond Cassius has a lean and hungry look; he thinks too much: such men are dangerous.“ — Unter den Geschenken, die Bdelykleon seinem alten Vater, der Prostatiker ist, gibt, befindet sich auch ein Nachtgeschirr, das an einem Holznagel neben dem Lager des Greises befestigt wird. Dieser bedankt sich für die sinnreiche Gabe, die ein „*γέροντι πρόσφορον φάρμακον στραγγουρίας*“ ein gutes Mittel für Greise gegen den Harnzwang sei (Ar. Vesp. 817). — Das wäre so ziemlich alles von medizinischem Belang, was aus Aristophanes herauszulesen. Daß natürlich die beiden Comödien dieses sarkastischen Spötters: die Frauenvolksversammlung und speziell die Thesmophorienfeier in folkloristischer Hinsicht ergiebig sind, ist klar. Die Tendenz des ersten Stücks ist, in Athen, wo schon so viele Verfassungen versucht, es auch einmal mit einer Frauenregierung zu probieren. Die Tendenz des zweiten Stücks ist eine harmlose Verulkung des Euripides wegen der psycho-pathischen Weiber seiner Tragödien. Das schönste und beste Stück des Aristophanes aber ist — was bisher aus muckerischen Gründen nie anerkannt wurde — die Lysistrate; die Tendenz dieses Lustspiels, ist der Frieden, erzwungen durch den Streik der athenischen und spartanischen Weiber, den Ehepflichten nachzukommen. Gar köstlich werden die Abstinenzsymptome der leidenden Athener und Spartaner geschildert, die natürlich bald Frieden schließen.

An Pflanzen erwähnt Aristophanes insgesamt 69 Arten, die mit botanischer Interpretation in alphabetischer Reihenfolge wiedergegeben seien. *᾿Ακαλήφη*: eine Urticaart, *ἄμπελος*: Vitis vinifera, *ἄνηθον*: Anethum graveolens, *ἀτράφαξυς*: Atriplex hortensis, *ἀχράς*[1]): Pirus communis. *Βλήχων* (*γλήχων*): Mentha pulegium, *βολβός*: Mucari comosum. *Δάφνη*: Laurus nobilis, *δόναξ*: Arundo, *δρῦς*: Quercusarten. *᾿Ελάα*: Olea europaea, *ἐλλέβορος*: Helleborus sp.?, *ἐρέβινθος*: Pisum sativum, *ἕρπυλλος*: Thymus serpyllum.

1) Neugr. *ἀχλαδία*: man vergleiche den Wechsel der Liquida.

Θαψία: Thapsia sp.?, *θύμος*: Zwiebeln wildwachsender Alliumarten. *Ἴον*: Viola odorata. *Καλαμίνθη*[1]): Mentha piperita, *κάλαμος*: Phragmites, *κάρδαμον*: Collectiv wie das deutsche Kresse für gewisse Cruciferen (Lepidium, Erucaria, Sisymbrium und Nasturtium), *καρύα*: Juglans regia, *κέδρος*: Juniperusarten, *κισσός*: Hedera helix, *κολοκύντη*: Cucurbita, *κόμαρος*: Arbutus unedo, *κορίαννον*: Coriandrum sativum, *κόρχορος*: Corchorus, Hieracium, Angelica, Anagallis?, *κρίνον*: Lilium candidum, *κρόκος*: Crocus vernus, *κρόμμυον*: Allium Cepa, *κύαμος*: Vicia Faba, *κύμινον*: Cuminum Cyminum, *κύπειρον*: Cyperus rotundus, *κώνειον*: Conium maculatum. *Λεύκη*: Populus alba, *λίβανος*: eine Boswelliaart. *Μαλάχη*: eine Malvaart, *μελία*: Fraxinus Ornus: Mannaesche, *μηδική*: Medicago sativa, *μηλία*: da vom *χνοῦς* der Frucht die Rede, sicher Cydonia vulgaris, *μήκων*: Papaver somniferum, *μύρτος*: Myrtus communis. *Ὀρίγανον*: Origanum sp.? *Πίτυς*: Pinus Pinea, *πλάτανος*: Platanus orientalis, *πρῖνος*: Quercus coccifera, *πτελέα*: Ulmus campestris, *πυρός*: Triticum vulgare. *Ῥαφανίς*: Rhaphanus sativus var. edulis, *ῥοά*: Punica granatum, *ῥόδον*: Rosa sp.? *Σέλινον*: Apium graveolens, *σησάμη*: Sesamum orientale, *σίκυος*: Cucumis sp.? und Momordica elaterium. *σίλφιον*: Narthex sp.? *σισύμβριον*: Mentha sp.? *σκάνδιξ*: Anthriscus cerefolium, *σκόροδον*: Allium sativum, *σμῖλαξ*: da „*ὄζων σμίλακος*“ ist Smilax aspera gemeint, *συκῆ*: Ficus carica, *σφάκος*: Salvia pomifera[2]),

---

1) Neugr. u. altgr. auch *ἡδύοσμος*: d. h. die Wohlriechende.

2) Vulgärgr. *φασκομηλία* (Metathesis und Ergänzung durch *μηλία*: neugr.: der Apfelbaum).

Bemerkt sei, daß im heutigen Hochgriechich die Pflanzennamen meist noch dieselben sind wie bei Theophrast und Dioskorides. Überhaupt unterscheidet sich die Sprache und Schriftsprache der gebildeten Griechen nur wenig von der ihrer Ahnen im Altertum. Leider wird das Griechische auf unseren Gymnasien als eine tote Sprache und dazu noch mit einer schauerlichen Aussprache gelehrt. Würde man auf den Gymnasien mit Neugriechisch beginnen und allmählich zu der Lektüre der alten Hellenen emporsteigen, dann hätte man zum mindesten den praktischen Gewinn, Griechisch so wie Französisch und Englisch auch ohne Übersetzung nur mit Hilfe eines Wörterbuches leicht lesen zu können. Der philologische Wert des Neu- und Vulgärgriechisch zur Erläuterung schwieriger altgriechischer Worte, auch der Pflanzennamen, ist m. E. unschätzbar. Mich hat das Studium der Seuche des Thukydides, zunächst natürlich das Erstreben einer richtigen Übersetzung, veranlaßt, das nachzuholen, was mir das Gymnasium vorenthalten hat. Das neugriechisch-deutsche Gesprächsbuch von KALITSUNAKIS (1912), das hellenisch-deutsche Lexikon von MITSOTAKIS und DIETERICH (1906 u. 1909) und die histor. Grammatik der hellenischen Sprache von H. C. MULLER (1891 u. 92) sind zu einem solchen Selbststudium sehr empfehlenswerte Bücher.

σχῖνος bei Ar. Plut. 720 Scilla maritima, *σχοῖνος*: Juncusarten. *Τεῦτλον*: Beta vulgaris, *τιθύμαλλος*: eine Euphorbiaart, *Φακῆ*: Ervum lens, *φάσηλος*: nach WITTMACK eine Dolichosart, *φηγός*: Fagus silvatica, *φίλυρα*: Tiliaarten.

Von medizinisch und botanischem Interesse ist Ar. Ran 123 etc. „*Ἀλλ' ἔστιν (ὁδὸς τάχιστος εἰς Ἅιδου κάτω) ἀτραπὸς ξύντομος τετριμμένη, ἡ διὰ θυείας. Ἆρα κώνειον λέγεις; Μάλιστα. Ψυχράν γε καὶ δυσχείμερος. εὐθὺς γὰρ ἀποπήγνυσι τἀντικνήμια.*“ d. h. „der Weg durch Schierling zum Hades ist kalt und winterlich, rasch erstarren die Schenkel“.

Jahresbericht
der
Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena
für das Jahr 1912 erstattet von
Heinrich Kionka.

I. Sitzungen.

Im Jahre 1912 fanden 14 Gesamtsitzungen mit 14 Vorträgen, außerdem 13 Sitzungen der Sektion für Heilkunde mit 41 Vorträgen und 61 Demonstrationen statt.

A. Gesamtsitzungen.

1. Sitzung am 12. Januar.

Herr PETERSEN: Über die Ernährung der Honigbiene.

2. Sitzung am 26. Januar.

Herr THAER: Eine Konstruktion aus imaginären Punkten.

3. Sitzung am 9. Februar.

Herr MARTIN, Bad Nauheim (als Gast): Deutsches Badeleben in vergangenen Tagen.

4. Sitzung am 23. Februar.

Herr HASE: Über die Balearen.

5. Sitzung am 10. Mai.

Herr MEYER-STEINEGG: Einiges aus der Geschichte der Medizin.

6. Sitzung am 17. Mai.

Herr WIEN: Über gekoppelte Schwingungen.

7. Sitzung am 7. Juni.

Herr STOCK: Die Brille als optisches Instrument.

8. Sitzung am 21. Juni.

Herr STROHMAYER: Über die Bedeutung des Mendelismus für die klinische Erblichkeitslehre.

9. Sitzung am 5. Juli.

Herr AMBRONN: Über das optische Verhalten von Mischungen.

10. Sitzung am 19. Juli.

Herr RIEDEL: Neuere Forschungen über die Appendicitis.

11. Sitzung am 8. November.

Herr GROBER: Körperarbeit und Herzmasse.

12. Sitzung am 22. November.

Herr GROSSMANN: Die Entwicklung des elektrolytischen Elektrizitätszählers.

13. Sitzung am 6. Dezember.

Herr REICHER, Blankenburg (als Gast): Die Bedeutung der Blutzuckerbestimmung für die Diagnose und Therapie des Diabetes mellitus.

14. Sitzung am 13. Dezember.

Herr REICHMANN: Röntgenstrahlen bei Magen- und Darmerkrankungen.

B. Sitzungen der Sektion für Heilkunde.

(Bericht erstattet von Herrn Privatdozent Dr. BENNECKE.)

1. Sitzung am 19. Jannar.

Herr STINTZING: Fall von Dystrophia muscularis progressiva.
Herr BRÜNINGS: Zur Behandlung der Rekurrenslähmung (Demonstration zweier Fälle).
Herr GRAF: Zwei Fälle von Fremdkörpern in der männlichen Harnröhre.
Herr BENNECKE: Zur Frage des Ulcus ventriculi in Thüringen.
Herr RÖPKE: Zur Röntgendiagnostik des Ulcus ventriculi.

2. Sitzung am 1. Februar.

Herr WREDE: Über Köhlersche Krankheit.
Herr WREDE: Demonstration von Röntgenbildern.
Herr GÄRTNER: Über Bazillenträger.
Herr SCHULZ: Fehlerquelle bei der Trommerschen Zuckerprobe.
Herr BERGER: Experimentelle Untersuchungen über die Hirnzirkulation.

3. Sitzung am 15. Februar.

Herr RÖPKE: Klumpfußbehandlung mit freier Sehnentransplantation. Behandlung von Arthritis deformans mit Fetttransplantation.

Herr HENKEL: a) ein Fall von Missed labour.
b) Fall von Gravidität und Nephritis.
c) Fall von Placenta praevia centralis, geheilt durch Sectio caesarea. Gesundes Kind; Heilung.
d) Exstirpation des schwangeren Uterus wegen Erbrechens. Totalexstirpation des graviden Uterus wegen diffusser Karzinose.
f) Peritonitis und Ovarialtumor.

Herr GUMPRECHT: Zur Reichsversicherungsordnung.
Herr BINSWANGER: Über infrakortikale Krämpfe.

4. Sitzung am 29. Februar.

Herr GÄRTNER: Bazillenträger.
Herr HESSE: Über Adamantinomie.
Herr SCHÖNHALS: Über induziertes Irresein.

5. Sitzung am 9. Mai.

Herr RÖSSLE: Zur Genese der Magen- und Duodenalgeschwüre.
Herr GROBER: Über Limonen.
Herr FREY: a) Die Konzentration des Chloräthyls im Blute von Warm- und Kaltblütern bei Eintritt der Narkose.
b) Warum wirkt gerade 70 $^0/_0$iger Alkohol so stark desinfizierend?

6. Sitzung am 23. Mai.

Herr BINSWANGER: Über die Indikation der Operation bei Epilepsie.
Herr REHN: Zur Operation der traumatischen Epilepsie.
Herr STROHMEYER: Über Kinderhysterie.

7. Sitzung am 13. Juni.

Herr STOCK: Über Glaukomoperationen.
Herr REICHMANN: Erfahrungen bei 500 Lumbalpunktionen.
Herr STOCK demonstriert den in seinem Vortrag erwähnten Trepan und das Tonometer.
Herr WREDE: Bursitis calcarea an der Schulter.

8. Sitzung am 27. Juni.

Herr LEXER: Über Gelenktransplantationen.
Herr STÜBEL: Die Bedeutung des Saitengalvanometers für die Elektrophysiologie.
Herr LOMMEL: Zur Klinik des Elektrocardiogrammes.

9. Sitzung am 11. Juli.

Herr v. EGGELING: Demonstration der anatomischen Verhältnisse eines bekannten Falles von Eventratio diaphragmatica.
Herr STINTZING: Über die klinischen und röntgenologischen Beobachtungen desselben Falles.
Herr BRÜNINGS: Untersuchungen über den Sitz der Vertikalempfindung beim Menschen.
Herr ZANGE: Über die durch das Bakt. Pneumoniae Friedländer hervorgerufene Otitis media.
Herr NIEMEYER: Zur Bakteriologie des Bakt. Friedländer.

10. Sitzung am 25. Juli.

Herr Lommel: Hämolytischer Ikterus und Bantische Krankheit.
Herr Wrede: Immediatprothesen am Unterkiefer.
Herr Grober: Muskelkontraktion und Kolloidquellung.

11. Sitzung am 7. November.

Herr Rehn: Fälle aus der Bauchchirurgie.
a) Darmresektion wegen Darmkarzinom.
b) Kolonkarzinom.
c) Coecaltuberkulose.
Herr Wrede: Anpassung an kongenitalen Armdefekt.
Herr Rehn: Neurolysis und Tendolysis.
Herr Lexer: Operation bei der Mammahypertrophie.
Herr Henkel: Über biologische Schwangerschaftsdiagnose.
Herr Lommel: Ein Fall von Lungenechinokokkus.
Herr Grober: Spontan geheilter Fall von Basedow.
Herr Wrede: Über direkte Herzmassage bei Herzstillstand.

12. Sitzung am 28. November.

Herr Stintzing: Fall von Friedreichscher Ataxie.
Herr Reichmann: Geheilter Fall von septischer Polyartritis.
Herr Janke: Fall von chronischem Pneumothorax und Tuberkulose.
Herr Rössle: Aus der Pathologie der Arterien.
a) Postoperativer Verblutungstod aus einer Erosion des Magens.
b) Oesophagitis haemorragica typhosa.
c) Verblutung aus Oesophagusvaricen.
d) Embolische Carcothrombose.
e) Fortgeleitete Carotisthrombose bei parietaler Aortenthrombose.
f) Aneurysma dissecans der Aorta.
g) Vollständig obturierende Thrombose der Bauch aorta.
h) Abnormer Verlauf der A. subclavia dextra.
i) Zwei Fälle von spontanem Talma.
Herr Hegener: Lidplastik nach Büdinger.
Herr Strohmeyer: Zur Inzuchtsfrage.

13. Sitzung am 12. Dezember.

Herr Henkel: Röntgenologischer Nachweis einer Drillingsschwangerschaft.
Zwei Fälle von Uterusruptur.
Zwei Fälle von primärem Scheidenkarzinom.
Herr Lindig: Fermentreaktion bei Gravidität und Karzinom nach Abderhalden.
Herr Henkel: Künstliche Neubildung der Scheide.
Herr Lommel: Über paroxysmale Tachycardie.
Herr Noll: Nachweis der Fettsubstanz des Muskelgewebes.

II. Bibliothekarischer Bericht.

In dem Tauschverkehr der Gesellschaft sind keine Veränderungen eingetreten.

Für die ihr gemachten Schenkungen spricht die Gesellschaft hierdurch ihren Dank aus.

Verzeichnis der im Jahre 1912 im Schriftenaustausch oder als Geschenk eingegangenen Veröffentlichungen:

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion	Schriften:
		Deutsches Reich.	
1)	Berlin	Deutsche Chemische Gesellschaft	Zentralblatt.
2)	„	Gesellschaft naturforsch. Freunde	Sitzungsberichte. Archiv für Biontologie.
3)	Bonn	Naturhistor. Verein d. Rheinlande	Verhandlungen.
4)	„	Niederrhein. Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde	Sitzungsberichte.
5)	Danzig	Naturforschende Gesellschaft	Schriften.
6)	Erlangen	Physikalisch-medizinische Sozietät	Sitzungsberichte.
7)	Frankfurt a. M.	Senckenberg. naturf. Gesellschaft	Abhandlungen.
8)	„	„ „ „	Berichte.
9)	Freiburg i. B.	Naturforschende Gesellschaft	Berichte.
10)	Halle	Kaiserl. Leopold.-Carol. Akademie der Naturforscher	Acta nova.
11)	„	Naturforschende Gesellschaft	Abhandlungen.
12)	„	Thüringisch-Sächsischer Naturwissenschaftlicher Verein	Zeitschr. f. Naturwissenschaften.
13)	Hamburg	Naturwissenschaftlicher Verein	Abhandlungen.
14)	„	„ „	Verhandlungen.
15)	Helgoland	Biologische Anstalt	Veröffentlichungen.
16)	Jena	Dr. Fischer	Zoologische Jahrbücher, Abt. für Systematik usw.
17)	„	„ „	Zoologische Jahrbücher, Abt. für Ontogenie usw.
18)	Kiel	Wiss. Kommission z. Untersuch. d. deutschen Meere	Veröffentlichungen.
19)	Königsberg i. P.	Physikal.-ökonomische Gesellschaft	Schriften.
20)	Leipzig	W. Engelmann	Morphol. Jahrb.
21)	Magdeburg	Museum für Natur- und Heimatkunde	Abhandlungen und Berichte.
22)	München	K. B. Akademie d. Wissensch., Math.-physik. Klasse	Abhandlungen.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
23)	München	K. B. Akademie d. Wissensch., Math.-physik. Klasse	Sitzungsberichte.
24)	„	„ „	Festreden.
25)	Reinerz	Schlesischer Bädertag	Verhandlungen.
26)	Würzburg	Physikalisch-mediz. Gesellschaft	Sitzungsberichte.
27)	„	„ „	Verhandlungen.

Österreich-Ungarn.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
28)	Graz	Naturw. Verein f. Steiermark	Mitteilungen.
29)	Hermannstadt	Siebenbürgischer Verein für Naturwissenschaften	Verhandlungen u. Mitteilungen.
30)	Krakau	Akademie der Wissenschaften	Anzeiger.
31)	„	„ „ „	Katalog Literatury Naukowej Polskiej.
32)	Prag	K. Böhmische Gesellschaft der Wissenschaften	Sitzungsberichte.
33)	„	„ „	Jahresberichte.
34)	Wien	Kais. Akad. der Wissenschaften, Math.-naturw. Klasse	Denkschriften.
35)	„	„ „	Sitzungsberichte.
36)	„	„ „	Anzeiger.
37)	„	„ „	Mitteilungen der Erdbeben-Kommission.
38)	„	K. K. Geologische Reichsanstalt	Jahrbuch.
39)	„	„ „	Verhandlungen.
40)	„	„ „	Abhandlungen.
41)	„	K. K. Zoolog.-botan. Gesellschaft	Verhandlungen.

Schweiz.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
42)	Bern	Schweizer. Naturf. Gesellschaft	Denkschriften.
43)	„	„ „ „	Verhandlungen.
44)	„	„ „ „	Compte Rendu.
45)	„	Naturforschende Gesellschaft	Mitteilungen.
46)	Genf	Institut National Genevois	Bulletin.
47)	„	„ „ „	Mémoires.
48)	„	Société de Physique et d'Histoire naturelle	Mémoires.

Italien.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
49)	Bologna	Accademia delle Scienze dell'Istituto di Bologna	Memoire.
50)	„	„ „	Rendiconti.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
51)	Florenz	Società Botanica Italiana	Nuovo Giornale.
52)	„	„ „ „	Bullettino.
53)	„	Società Entomologica Italiana	Bullettino.
54)	Mailand	Società Italiana di Scienze Naturali	Atti.
55)	„	„ „ „ „	Memoire.
56)	Neapel	R. Accademia delle Scienze Fisiche e Matematiche	Atti.
57)	„	„ „	Rendiconti.
58)	„	Zoologische Station	Mitteilungen.
59)	Pisa	Società Toscana di Scienze Naturali	Atti: 1) Memoire.
60)	„	„ „ „ „	2) Processi verbali.
61)	Portici	Laboratorio di zoologia generale e agraria	Bolletino.
62)	Rom	Laboratorio di Anatomia normale	Ricerche.
63)	Turin	Redaktion	Archivio per le Scienze Mediche.
64)	„	R. Accademia delle Scienze	Memorie.
65)	„	„ „	Atti.
66)	„	„ „	Osservazioni meteorologiche.
		Monaco.	
67)	Monaco	Musée océanographique	Bulletin.
		Frankreich.	
68)	Caen	Société Linnéenne de Normandie	Bulletin.
69)	„	„ „ „	Mémoires.
70)	Marseille	Musée d'Histoire natur. (Zoologie)	Annales.
71)	„	Faculté des Sciences	Annales.
72)	Paris	Musée d'Histoire naturelle	Archives.
73)	„	„ „ „	Bulletins.
74)	„	Redaktion	L'Année Biologique.
75)	„	Société de Biologie	Comptes Rendus.
76)	„	Société zoologique de France	Mémoires.
77)	„	„ „ „	Bullettin.
78)	„	Redaktion	Archives de Zoologie expérimentale.
79)	Rennes	Faculté des Sciences	Travaux scientifiques de l'Université de Rennes.
80)	Villefranche sur-Mer (Alpes maritimes)	Laboratoire russe de Zoologie	Wissensch. Ergebnisse einer zoolog. Expedition. n. d. Baikalsee.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
		Belgien.	
81)	Brüssel	Académie R. des Sciences, des Lettres et des Beaux Arts, Classe des sciences	Bulletins.
82)	„	„ „	Mémoires.
83)	„	„ „	Mém. couronnés (8 ⁰).
84)	„	„ „	Mém. cour. (4 ⁰).
85)	„	„ „	Annuaire.
86)	„	Société entomologique	Annales.
87)	Löwen	Redaktion	La Cellule.
88)	Lüttich	„	Archives de Biologie.
		Holland.	
89)	Amsterdam	K. Akademie van Wetenschapen, Wis- en natuurkundige Afdeel.	Verhandelingen.
90)	„	„ „	Verslagen.
91)	„	„ „	Jaarboek.
92)	's Gravenhage	K. Natuurkundige Vereeniging in Nederlandsch Indie	Tijdschrift.
93)	Haarlem	Musée Teyler	Archives.
94)	Leiden	Nederlandsche Dierkundige Vereeniging	Tijdschrift.
95)	„	„ „	Aanwinsten v. de Bibliothek.
96)	„	Redaktion	Botanisches Zentralblatt.
		Großbritannien.	
97)	Cambridge	Philosophical Society	Transactions.
98)	„	„ „	Proceedings.
99)	Dublin	R. Dublin Society	Economic Proceedings.
100)	„	„ „	Scientific Proceedings.
101)	„	„ „	Scientific Transactions.
102)	Edinburgh	Royal Society	Transactions.
103)	„	„ „	Proceedings.
104)	„	R. Physical Society	Proceedings.
105)	London	Linnean Society	Transactions.
106)	„	„ „	Journal.
107)	„	„ „	Proceedings.
108)	„	R. Microscopical Society	Journal.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
109)	London	Royal Society	Philosoph. Transactions.
110)	„	„ „	Proceedings.
111)	„	„ „	Year Book.
112)	„	„ „	Reports tot he Malaria Committee.
113)	„	„ „	Reports to the Evolution Committee.
114)	„	„ „	Reports of the Committee for the investigation of mediterranean fever.
115)	„	Zoölogial Society	Transactions.
116)	„	„ „	Proceedings.
117)	„	„ „	List of Fellows.
118)	„	Redaktion	Annals and Magazine of Natural History.
119)	Oxford	„	Quarterly Journal of Microscopical Science.

Dänemark.

120)	Kopenhagen	K. Danske Videnskab. Selskab	Skrifter.
121)	„	„ „ „	Oversigt.

Norwegen.

122)	Christiania	Norske Medicinske Selskab	Forhandlinger.
123)	„	„ „ „	Norsk. Magazin.

Schweden.

124)	Stockholm	Redaktion	Nordiskt Medicinskt Arkiv.
125)	„	Svenska Läkare-Sällskap	Hygiea.
126)	„	„ „ „	Förhandlingar.
127)	„	K. Svenska Vetenskaps-Akademie	Handlingar.
128)	„	„ „	Lefnadsteckningar.
129)	„	„ „	Arkiv för Botanik.
130)	„	„ „	„ „ Kemi.
131)	„	„ „	„ „ Mathematik.
132)	„	„ „	„ „ Zoologi.
133)	„	Nobelinstitut	Meddelanden.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
134)	Upsala	Kongl. Vetenskapssocietet	Nova Acta.
135)	„	Universität	Bulletin of the Geolog. Instit.
136)	„	„	Läkare-Förenings Förhandlingar.
137)	„	„	Results of the Swedish Zoological Expedition to Egypt and the WitheNile1901.

Rußland.

138)	Helsingfors	Finska Vetenskaps-Societet	Acta.
139)	„	„ „ „	Ofversigt.
140)	„	„ „ „	Bidrag till Kännedom of Finnlands Natur och Folk.
141)	„	„ „ „	Observations météorolog.
142)	„	„ „ „	Meteorologisches Jahrbuch für Finnland.
143)	Moskau	Société Impériale des Naturalistes	Bulletin.
144)	„	„ „ „ „	Nouveaux Mémoires.
145)	St.Petersburg	Comité géologique	Mémoires.
146)	„	„ „	Bulletin.
147)	„	„ „	Bibliothèque géolog. de la Russie.
148)	„	Akademie der Wissenschaften	Bulletin.
149)	„	„ „ „	Catalogue des livres publiés.
150)	„	Institut Impér. de Médecine expérimentale	Archives des Sciences biologiques.

Afrika.

151)	Kapstadt	Department of Agriculture	Annual Report of the Geological Commission.

Nordamerika.

I. Canada.

152)	Montreal	Royal Society of Canada	Proceedings and Transactions.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
153)	Ottawa	Geolog. and Nat. History Survey of Canada	Reports.

II. Vereinigte Staaten.

154)	Baltimore.	Johns Hopkins University	Circulars.
155)	„	„ „ „ Biological Laboratory	Memoirs.
156)	„	Redaktion	Journal of experimental Zoölogy.
157)	Boston	Society of Natural History	Memoirs.
158)	„	„ „ „ „	Proceedings.
159)	„	„ „ „ „	Occasional Papers.
160)	Brooklyn	Museum of the Brooklyn Institute of Arts and Sciences	Memoirs of natural Sciences.
161)	Cambridge	Mus. of Comparative Zoölogy	Memoirs.
162)	„	„ „ „ „	Annual Report.
163)	„	„ „ „ „	Bulletins.
164)	„	Redaktion	The American Naturalist.
165)	Cincinnati	Lloyd Library	Bulletin of the Lloyd Library of botany, pharmacy and materia medica.
166)	Decatur (Ill.)	American Microscopical Society	Transactions.
167)	St. Louis	Missouri Botanical Garden	Annual Report.
168)	„	Academy of Science	Transactions.
169)	New Haven	Connecticut Academy of Arts and Sciences	Transactions.
170)	„	Redaktion	The Americ. Journal of Science.
171)	Philadelphia	Academy of Natural Sciences	Proceedings.
172)	Tufts College (Mass.)		Studies.
173)	Washington	U. S. National Museum	Bulletins.
174)	„	„ „ „	Special Bulletins.
175)	„	„ „ „	Proceedings.
176)	„	Smithsonian Institution	Report.
177)	„	U. S. Geological Survey	Bulletins.
178)	„	„ „ „	Annual Reports.
179)	„	„ „ „	Monographs.
180)	„	„ „ „	Mineral Resources.
181)	„	„ „ „	Professional Paper.
182)	„	Carnegie Institution	Publications.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
		Südamerika.	
		I. Chile.	
183)	Santiago	Société scientifique du Chili	Actes.
		II. Argentinien.	
184)	Córdoba	Academia Nacional de Ciencias	Boletin.
		III. Brasilien.	
185)	S. Paulo	Museu Paulista	Revista.
186)	„	„ „	Catalogos da Fauna Brazileira.
187)	„	„ „	Notas preliminares.
188)	Rio de Janeiro	Museu Nacional	Archivos.
		Australien.	
189)	Melbourne	Royal Society of Victoria	Proceedings.
190)	„	„ „ „ „	Transactions.
191)	Sydney	The Australian Museum	Records.
192)	„	Royal Society of New South Wales	Journal and Proceedings.
193)	„	„ „ „ „ „ „	Abstracts of Proceedings.
194)	„	Linnean Soc. „ „ „ „	Proceedings.
195)	„	Australasian Association	Report.
		Japan.	
196)	Tokio	College of Science, Imperial University	Journal.
197)	„	Medizinische Fakultät der K. Universität	Mitteilungen.
198)	„	Tōkyō Imperial University	Calendar.
199)	Formosa	Bureau of productive industries	Hayata.

Von den Schriften der Gesellschaft erschienen im Jahre 1912:

Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften:

48. Band, Neue Folge, 41. Band, Heft I—IV.
49. Band, Neue Folge, 42. Band, Heft I.

Jenaische Denkschriften:

Bd. VII, Lieferung 7 (Semon, Reisen, Bd. IV, Lfg. 7).

III. Kassenbericht,

erstattet vom II. Vorsitzenden L. Wolff.

Die Einnahmen betrugen:

Mitgliederbeiträge und Eintrittsgelder	816,00 M.
Abonnenten der Jenaischen Zeitschrift	60,00 „
Jährlicher Betrag der G. H. Regierungen	1800,00 „
	2676,00 M.

Die Ausgaben betrugen:

Verwaltungskosten	310,92 M.
Druckkosten und Versand der Jenaischen Zeitschrift	1908,80 „
	2219,72 M.

Vermögensbestand:

Bar in der Kasse	91,33 M.
Bei Bankhaus Koch	332,50 „
Auf der Sparkasse	517,21 „
Zinsen 1912	38,68 „
	979,72 M.

Die Abrechnung wurde am 12. Dezember von Herrn Thomae geprüft und richtig befunden.

IV. Vorstand, Tauschkommission, Mitglieder.

Den Vorstand der Gesellschaft bildeten im Jahre 1912:

Heinrich Kionka, I. Vorsitzender,
Ludwig Wolff, II. Vorsitzender und Kassenwart,
Friedrich Maurer, Herausgeber der Zeitschrift,
Karl Brandis, Bibliothekar.

Die Tauschkommission bestand aus dem Vorstand und den Herren Wilhelm Dettmer, Gustav Fischer, Ernst Stahl.

Die Wahl des I. Vorsitzenden für 1913 fiel auf

Herrn Johannes Meisenheimer.

Die anderen Mitglieder des Vorstandes wurden durch Zuruf wiedergewählt.

Mitgliederverzeichnis.

Frühere Ehrenmitglieder waren:

	Jahr der Ernennung
Karl Schimper († 1867)	1855
Dietrich Georg Kieser († 1862)	1857
Radlkofer †	1858
Louis Soret († 1890)	1864
Albert von Bezold († 1868)	1866
Thomas Huxley († 1995)	1867
Carl Gegenbaur († 1903)	1873
Matthias Jakob Schleiden († 1881)	1878
Oskar Schmidt († 1886)	1878
Charles Darwin († 1882)	1878
Franz von Ried († 1895)	1892
Ottomar Domrich († 1907)	1892
Gustav Fischer († 1910)	1902

I. Ehrenmitglieder.

	Jahr der Ernennung
1) Prof. Dr. Ernst Haeckel, Wirkl. Geheimrat, Exz., Jena	1894
2) Prof. Dr. Bernhard Sigismund Schultze, Wirkl. Geheimrat, Exz., Jena	1897

II. Ordentliche Mitglieder im Jahre 1912.

		Jahr der Aufnahme
1) Prof. Dr. Hermann Ambronn	Jena	1899
2) Prof. Dr. Günther Anton	„	1902
3) Prof. Dr. Felix Auerbach, Hofrat	„	1889
4) Prof. Dr. Karl Bädecker	„	1907
5) Prof. Dr. Karl von Bardeleben, Hofrat	„	1873
6) Dr. ing. Walter Bauersfeld	„	1911
7) Dr. Hermann Bennecke, Privatdozent	„	1910
8) Prof. Dr. Hans Berger	„	1898
9) Prof. Dr. Wilhelm Biedermann, Geh. Hofrat	„	1888
10) Dr. med. G. Binder, prakt. Arzt	„	1900
11) Prof. Dr. Otto Binswanger, Geh. Rat	„	1882
12) Dr. med. Fritz Bockelmann, Geh. Sanitätsrat, Rudolstadt	„	1875
13) Assistent Dr. Böhme	„	1912
14) Dan. Böttner, Forstmeister	„	1910
15) Dr. K. Brandis, Bibliotheksdirektor	„	1904
16) K. Brauckmann, Institutsdirektor	„	1900

	Jahr der Aufnahme
17) Dr. med. et phil. Wilh. Brünings, Prof.	Jena 1910
18) Prof. Dr. Wilh. Busse	„ 1910
19) Prof. Dr. Berthold Delbrück	„ 1885
20) Prof. Dr. Wilh. Detmer, Hofrat	„ 1875
21) Prof. Dr. Hugo Dinger	„ 1905
22) Dr. med. Heinr. Dirksen, Marine-Generalarzt a. D.	„ 1910
23) Ingenieur Emil Dönitz	„ 1911
24) Prof. Dr. Wilh. Edler, Geh. Hofrat	„ 1901
25) Prof. Dr. Heinrich von Eggeling, Prosektor	„ 1902
26) Dr. med. Gustav Eichhorn, prakt. Arzt	„ 1891
27) Prof. Dr. Hermann Engelhardt, Med.-Rat	„ 1888
28) Dr. phil. Otto Eppenstein	„ 1906
29) Dr. v. Fiebig, Rittmeister a. D.	„ 1910
30) Dr. Gustav Fischer, Verlagsbuchhändler	„ 1907
31) Prof. Dr. Gotthold Frege, Hofrat	„ 1874
32) Prof. Dr. Ernst Frey	„ 1906
33) Oberarzt Dr. Friedel, Roda	„ 1911
34) Prof. Dr. Gustav Fröhlich	„ 1912
35) Prof. Dr. Ernst Giese	„ 1893
36) Prof. Dr. Georg Götz, Geh. Hofrat	„ 1889
37) Dr. med. Karl Graf, prakt. Arzt	„ 1898
38) Prof. Dr. Julius Grober	„ 1912
39) Zahnarzt Martin Hahn	„ 1911
40) Prof. Dr. Wilh. Halbfass	„ 1911
41) Privatdozent Dr. Hase	„ 1911
42) Prof. Dr. Max Henkel	„ 1910
43) Dr. phil. Herschkowitz	„ 1901
44) Prof. Dr. Gustav Hesse	„ 1907
45) Dr. phil. Otto Hildebrandt	„ 1906
46) Prof. Dr. H. Hobstetter	„ 1912
47) Prof. Dr. Heinrich Immendorff, Hofrat	„ 1901
48) Prof. Dr. Heinrich Kionka	„ 1901
49) Assistent Dr. ing. Ralph von Klemperer	„ 1911
50) Prof. Dr. Otto Knopf, Hofrat	„ 1889
51) Prof. Dr. Ludwig Knorr, Geh. Hofrat	„ 1889
52) Dr. phil. August Köhler	„ 1900
53) Prof. Dr. Kark Kolesch	„ 1891
54) Sanitätsrat Dr. Franz Kronecker, prakt. Arzt	„ 1910
55) Dr. med. Herm. Krüger, Privatdozent	„ 1910
56) Dr. phil. Hans Lehmann	„ 1907
57) Dr. Arthur Leitner, prakt. Arzt	„ 1910
58) Prof. Dr. Albert Leitzmann	„ 1901
59) Geh. Med.-Rat Prof. Erich Lexer	„ 1910
60) Prof. Dr. Gottlob Linck, Geh. Hofrat	„ 1894
61) Dr. phil. Paul Linke, Privatdozent	„ 1910
62) Dr. phil. Fritz Löwe	„ 1912
63) Prof. Dr. Felix Lommel	„ 1902

		Jahr der Aufnahme
64)	Prof. Dr. Wilhelm Lubosch	Jena 1902
65)	Dr. phil. R. Marburg	„ 1902
66)	Prof. Dr. phil. Robert Marc	„ 1906
67)	Prof. Dr. Hermann Matthes	„ 1900
68)	Prof. Dr. Friedrich Maurer, Geh. Hofrat	„ 1901
69)	Prof. Dr. med. et phil. Theod. Meyer-Steinegg	„ 1907
70)	Prof. Dr. Johannes Meisenheimer	„ 1910
71)	Dr. Max Müller, prakt. Arzt	„ 1909
72)	Prof. Dr. Johannes Niedner	„ 1905
73)	Dr. phil. Hermann Nohl, Privatdozent	„ 1910
74)	Prof. Dr. Alfred Noll	„ 1901
75)	Privatdozent Dr. Eduard Pauli	„ 1911
76)	B. H. Peters, Fabrikdirektor	„ 1909
77)	Prof. Dr. Ernst Pfeiffer, Oberrealschuldirektor	„ 1887
78)	Prof. Ernst Piltz	„ 1893
79)	Prof. Dr. Ludwig Plate	„ 1909
80)	Dr. phil. Carl Pulfrich	„ 1891
81)	Prof. Dr. Paul Rabe	„ 1899
82)	Prof. Dr. Raehlmann, Kais. Russ. Staatsrat, Weimar	„ 1905
83)	Dr. Eduard Rehn, Privatdozent	„ 1910
84)	Dr. med. Viktor Reichmann, Privatdozent	„ 1912
85)	Prof. Dr. Bernhard Riedel, Geh. Med.-Rat	„ 1889
86)	Dr. Albert Ritzel, Privatdozent	„ 1909
87)	Prof. Dr. Wilhelm Röpke	„ 1911
88)	Prof. Dr. Robert Rössle	„ 1912
89)	Dr. Ernrt Rössler, prakt. Arzt	„ 1909
90)	Prof. Dr. Eduard Rosenthal, Geh. Justizrat	„ 1897
91)	Dr. Julius Schaxel, Privatdozent	„ 1912
92)	Dr. Wilhelm Schneider, Privatdozent	„ 1909
93)	Schneider, Dipl.-Ingenieur	„ 1912
94)	Dr. phil. Otto Schott, Fabrikleiter	„ 1882
95)	Dr. phil. Richard Schröder	„ 1904
96)	Paul Schultze, Rat	„ 1879
97)	Prof. Dr. Friedrich Schulz	„ 1898
98)	Prof. Dr. Moritz Seidel, Geh. Med.-Rat	„ 1864
99)	Prof. Dr. Bodo Spiethoff	„ 1910
100)	Dr. med. Lukas Siebert	„ 1881
101)	Dr. phil. Henry Siedentopf	„ 1900
102)	Dr. med. Franz Spiller, Stabsarzt	„ 1905
103)	Prof. Dr. Ernst Stahl	„ 1881
104)	Prof. Dr. Wolfgang Stock	„ 1910
105)	Dr. Hans Stübel, Privatdozent	„ 1910
106)	Prof. Dr. Roderich Stintzing, Geh. Med.-Rat	„ 1890
107)	Prof. Dr. Rudolf Straubel	„ 1894
108)	Prof. Dr. Wilh. Strohmayer	„ 1902
109)	Dr. phil. Clemens Thaer, Privatdozent	„ 1910
110)	Dr. med. Joh. Thiemann, Privatdozent	„ 1910

	Jahr der Aufnahme
111) Prof. Dr. JOHANNES THOMAE, Geh. Rat	Jena 1879
112) Prof. Dr. CARL VOLLMER	„ 1912
113) Prof. Dr. EDUARD VONGERICHTEN	„ 1902
114) Dr. phil. WANDERSLEB	„ 1906
115) Dr. med. WARDA, Nervenarzt, Blankenburg	„ 1904
116) Dr. med. MAX WEINERT, prakt. Arzt	„ 1897
117) Dr. med. MAX WIEDEMANN, Geh. Med.-Rat	„ 1910
118) Prof. Dr. MAX WIEN	„ 1911
119) Ingenieur HEINRICH WILD	„ 1911
120) Prof. Dr. OTTO WILKENS	„ 1910
121) Prof. Dr. CARL WITTMAAK	„ 1910
122) Prof. Dr. LUDWIG WOLFF	„ 1892
123) Prof. Dr. L. WREDE	„ 1910

Neue Mitglieder.

1) Dr. med. SOMMER, Stabsarzt.
2) Dipl.-Ingenieur GROSSMANN.

Im Jahre 1912 verlor die Gesellschaft folgende Mitglieder durch den Tod:

1) Kommerzienrat RUDOLPH KOCH.
2) Geh. Med.-Rat Prof. Dr. MORITZ SEIDEL.
3) Ingenieur DÖNITZ.

Durch Wegzug:

4) Prof. Dr. ERNST FREY.
5) Sanitätsrat KRONECKER.
6) Privatdozent Dr. KRÜGER.
7) Prof. Dr. LUBOSCH.
8) Prof. Dr. RABE.
9) Stabsarzt Dr. SPILLER.
10) Prof. Dr. RÖPKE.
11) Prof. Dr. FRÖHLICH.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.

Diesem Hefte liegt ein Prospekt bei von der Verlagsbuchhandlung **Gustav Fischer** in **Jena**, betr. **„Handwörterbuch der Naturwissenschaften".**

Druck v. Ant. Kämpfe, Jena.



Braue   Lith Anst v. K Wesser, Jena





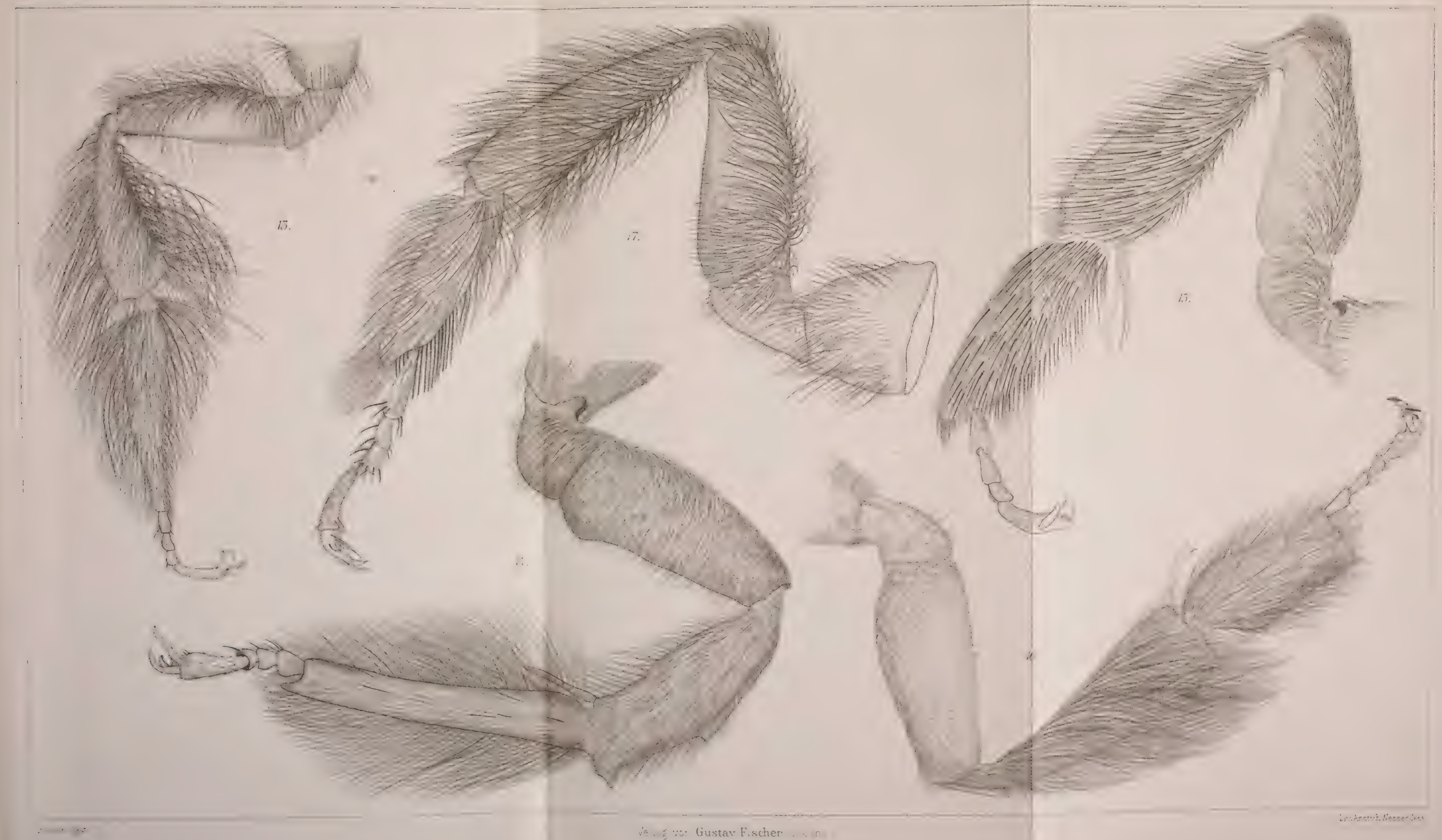
Braue gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.
Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.




15.





Verlag von Gustav Fischer

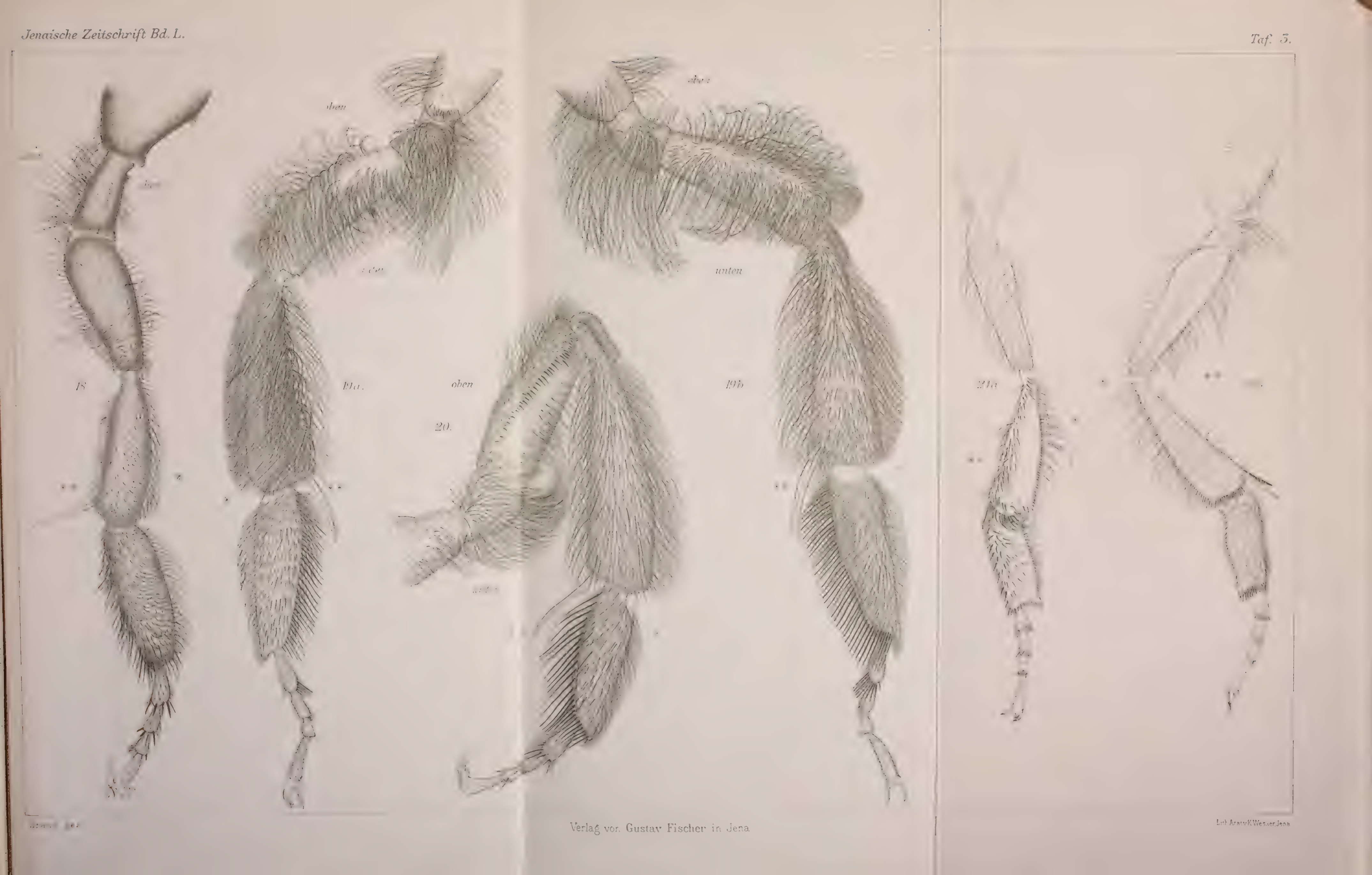




raue gez.

Lith.Anst.v.K.Wesser Jena





Verlag von Gustav Fischer in Jena

Lith Anst v. K. Wesser, Jena

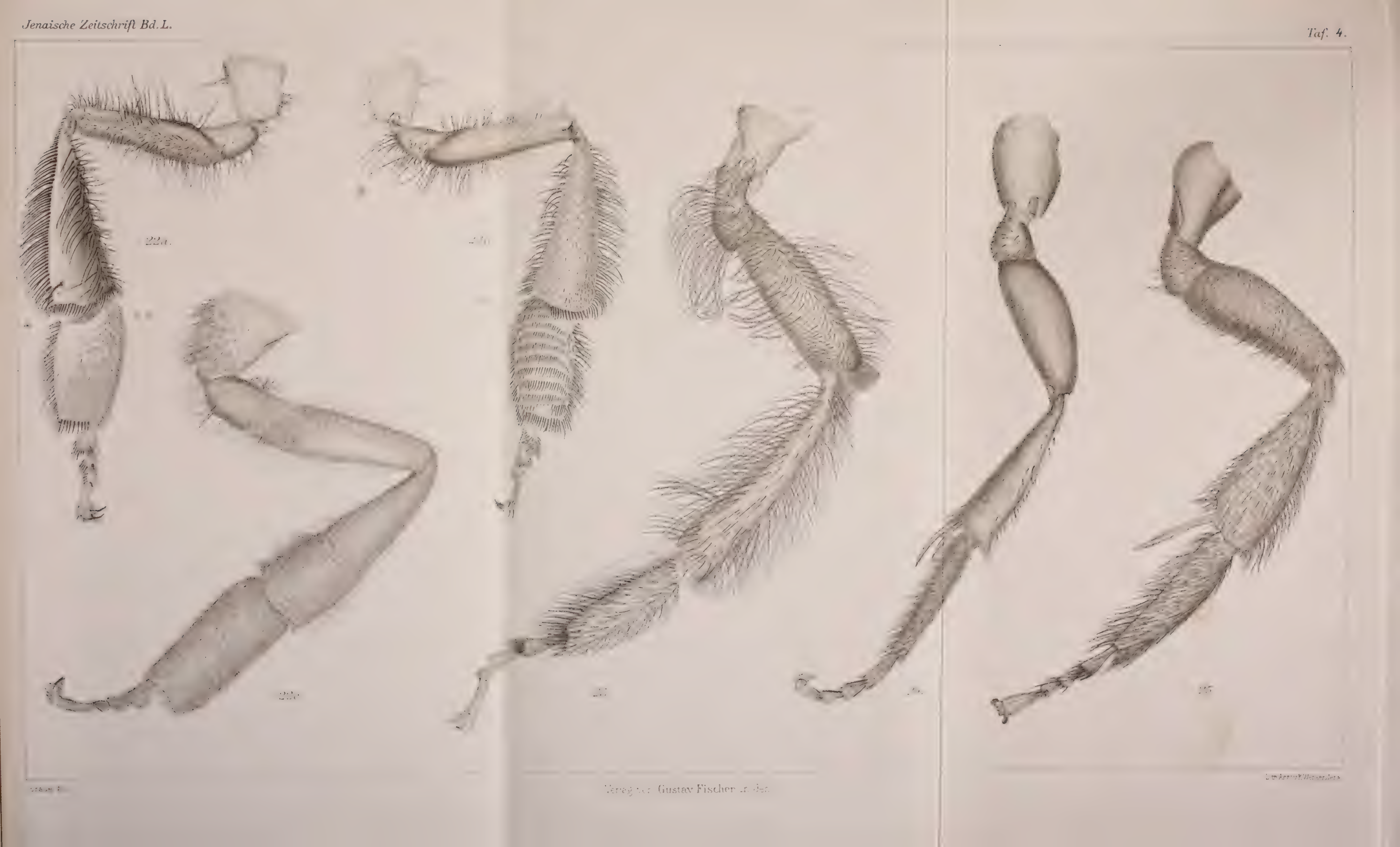




Braue

Lith.Anst.v.K.Wesser, Jena





Verlag von Gustav Fischer in Jena.







Fig. 1.

Fig. 3.

Fig. 5.



Fig. 2.

Fig. 4.

Fig. 6.

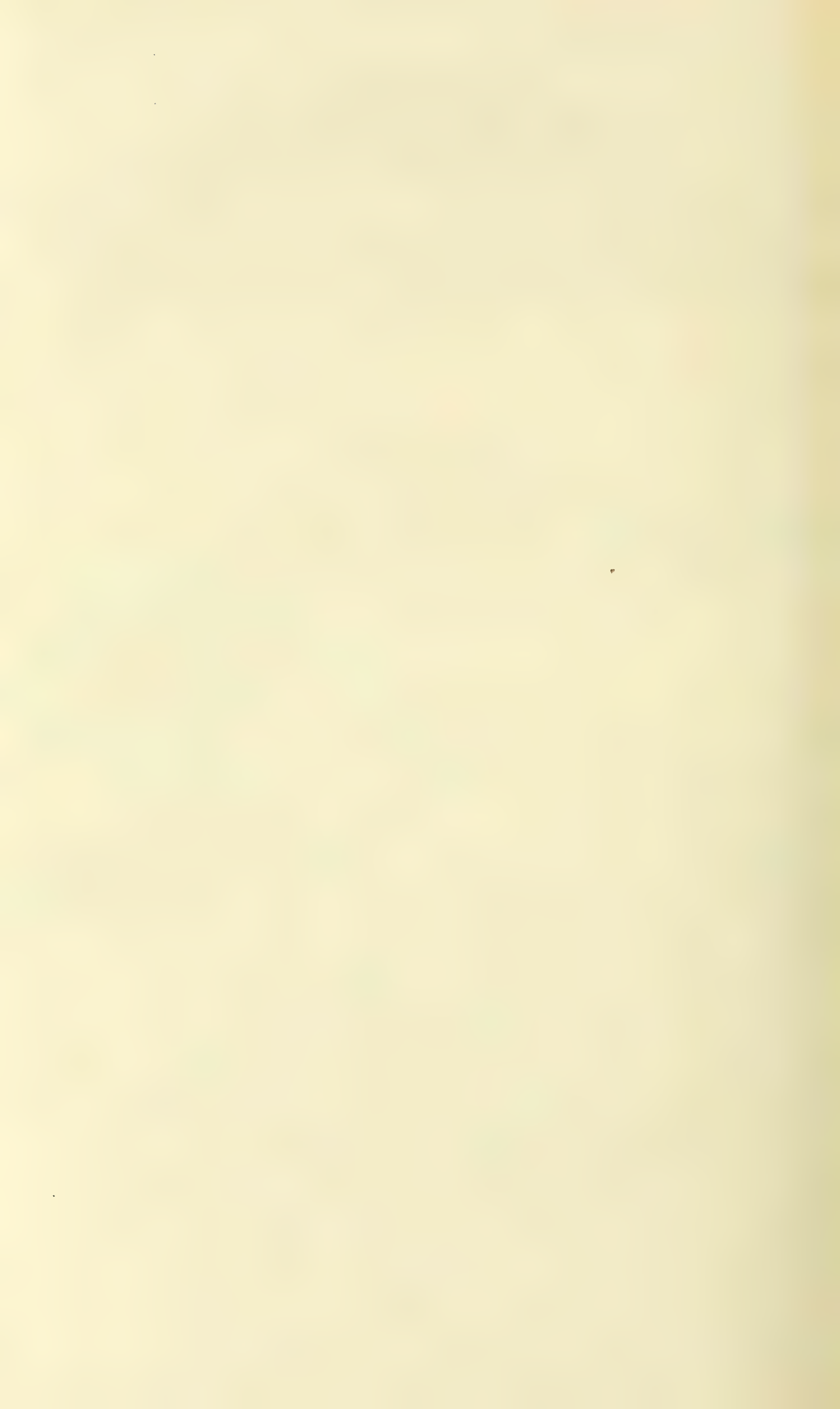
cher

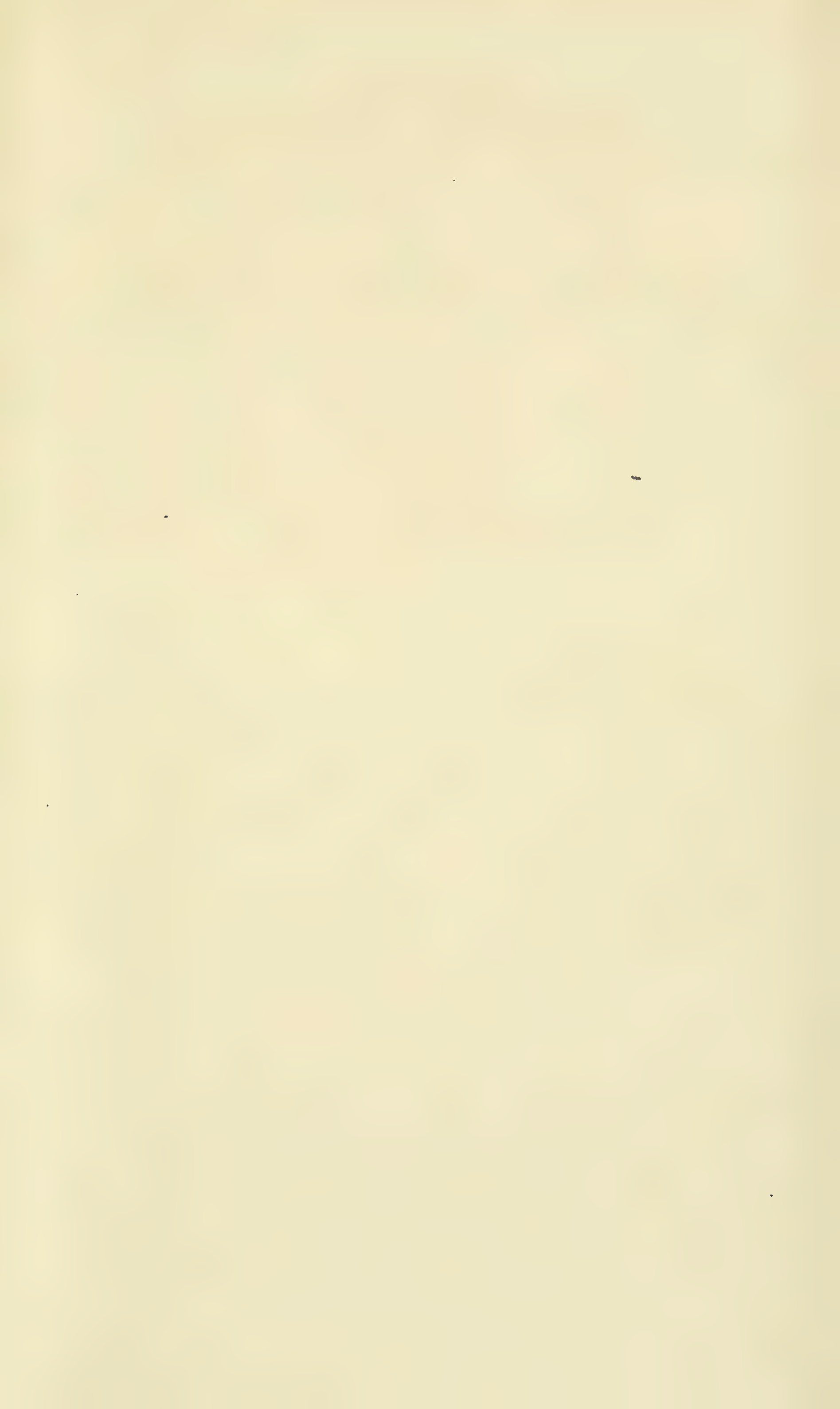
Lith Ans. v K. Wesser Jena

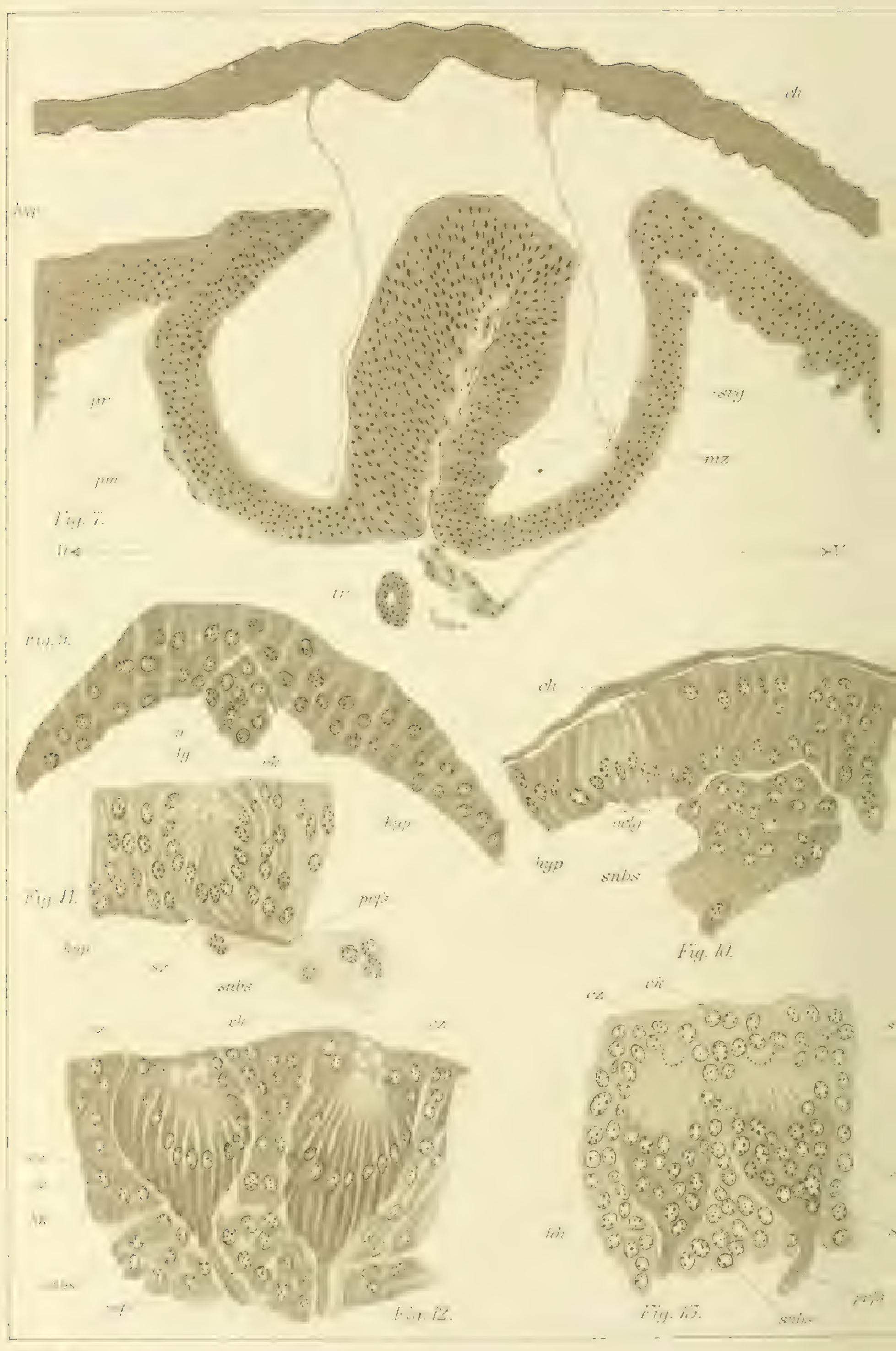




isk
is
hyp
hypk
ch
mz
vpr
dpr
el
a
pm
i
pr
st
tr
Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.







Verlag von Gusta

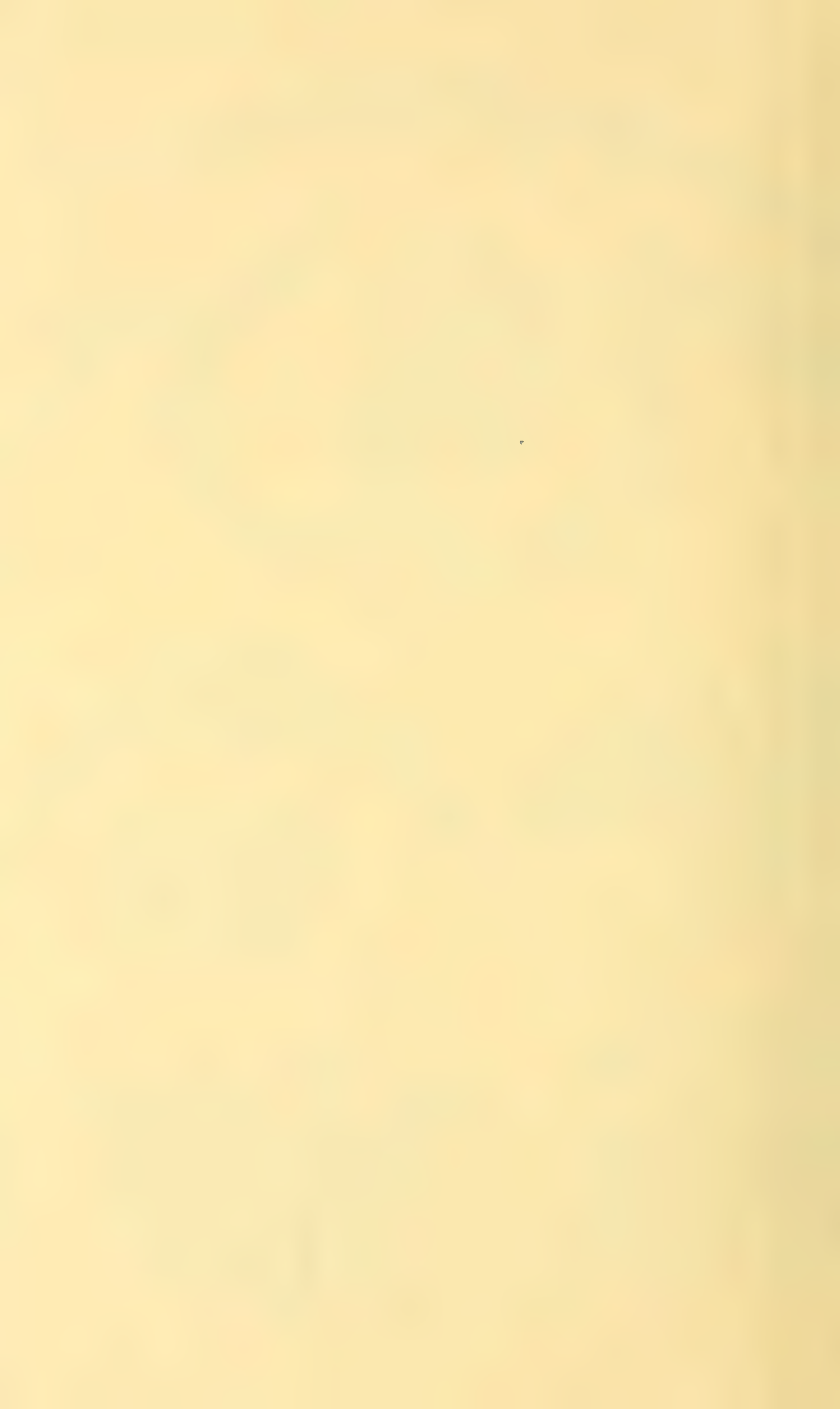


Fig. 8.

Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 16.





Gustav Fischer in Jena





Fig. 17.

Fig. 18.

Fig. 23.

Fig. 21a.

sch gez

Verlag von Gusta


h
lopt
c
prc
fr
hzk
hz
hz
pz
c.oe.
Fig. 20.
Fig. 19.
oc
h
ni
mmi
mmm
snbs
ch
lg
hlg
ln
igs
mme
igs
ipr
coe
hyp
Fig. 22.
tr
h
tr
pl
kpt
ktl
d
hyp
fm
Fig. 21.



Fig. 17.

Fig. 18.

Fig. 19.

Fig. 20.

Fig. 21.

Fig. 22.

Fig. 23.

Lith Anst v K Wesser Jena

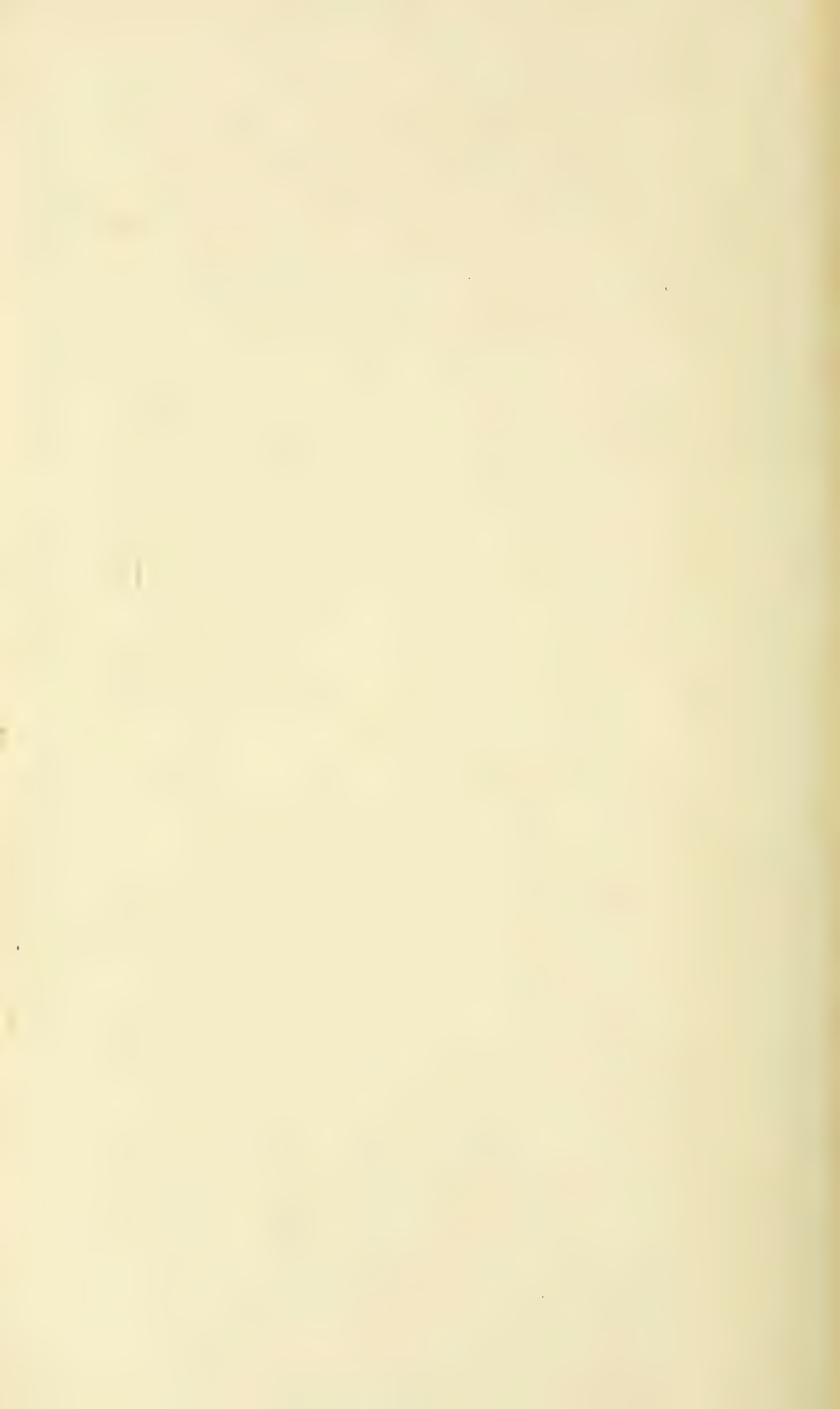


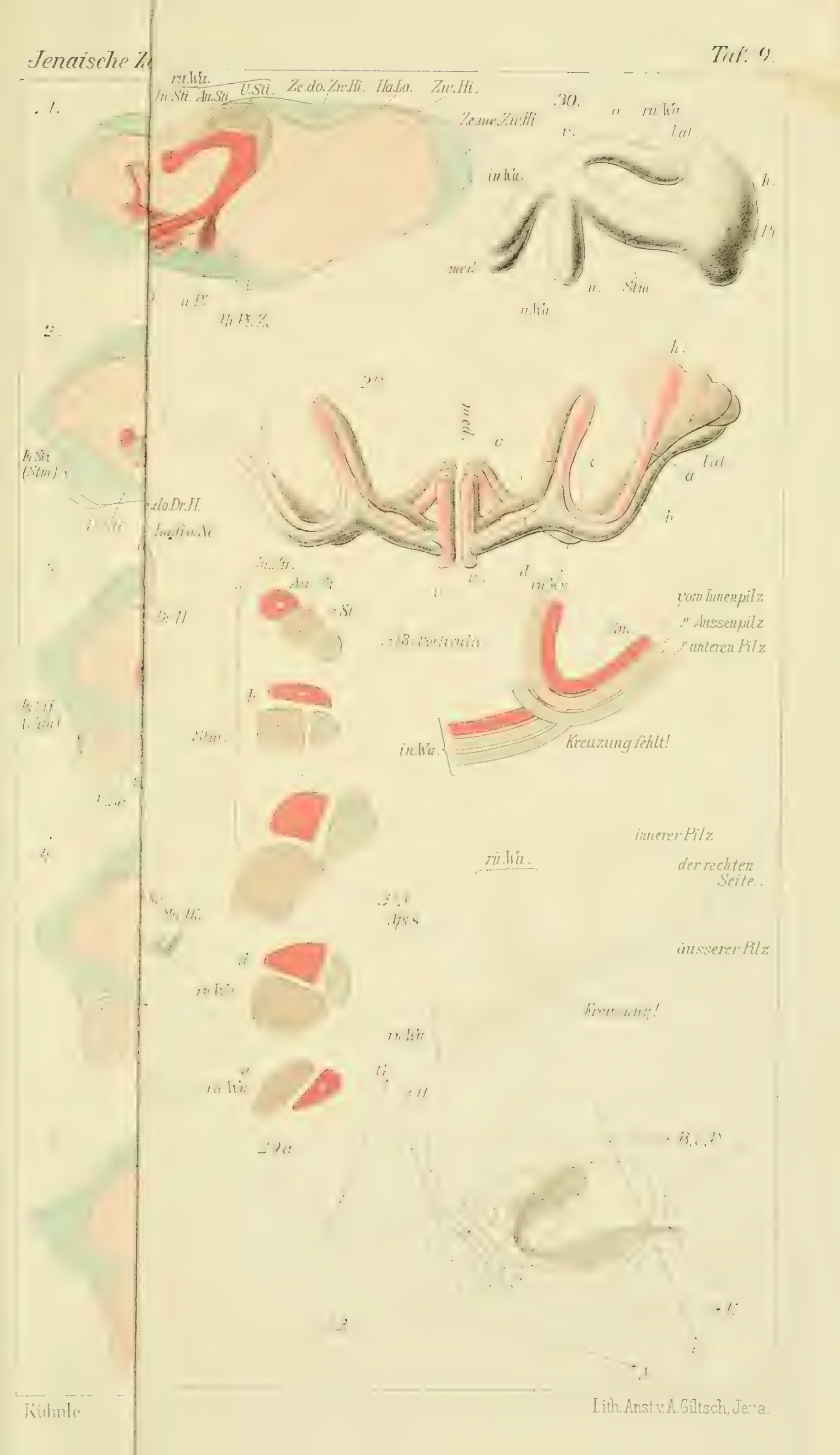

ik
kz
v
Fig. 28.
lk
ip
bm
mz
kh
Fig. 34.
Fig. 30.





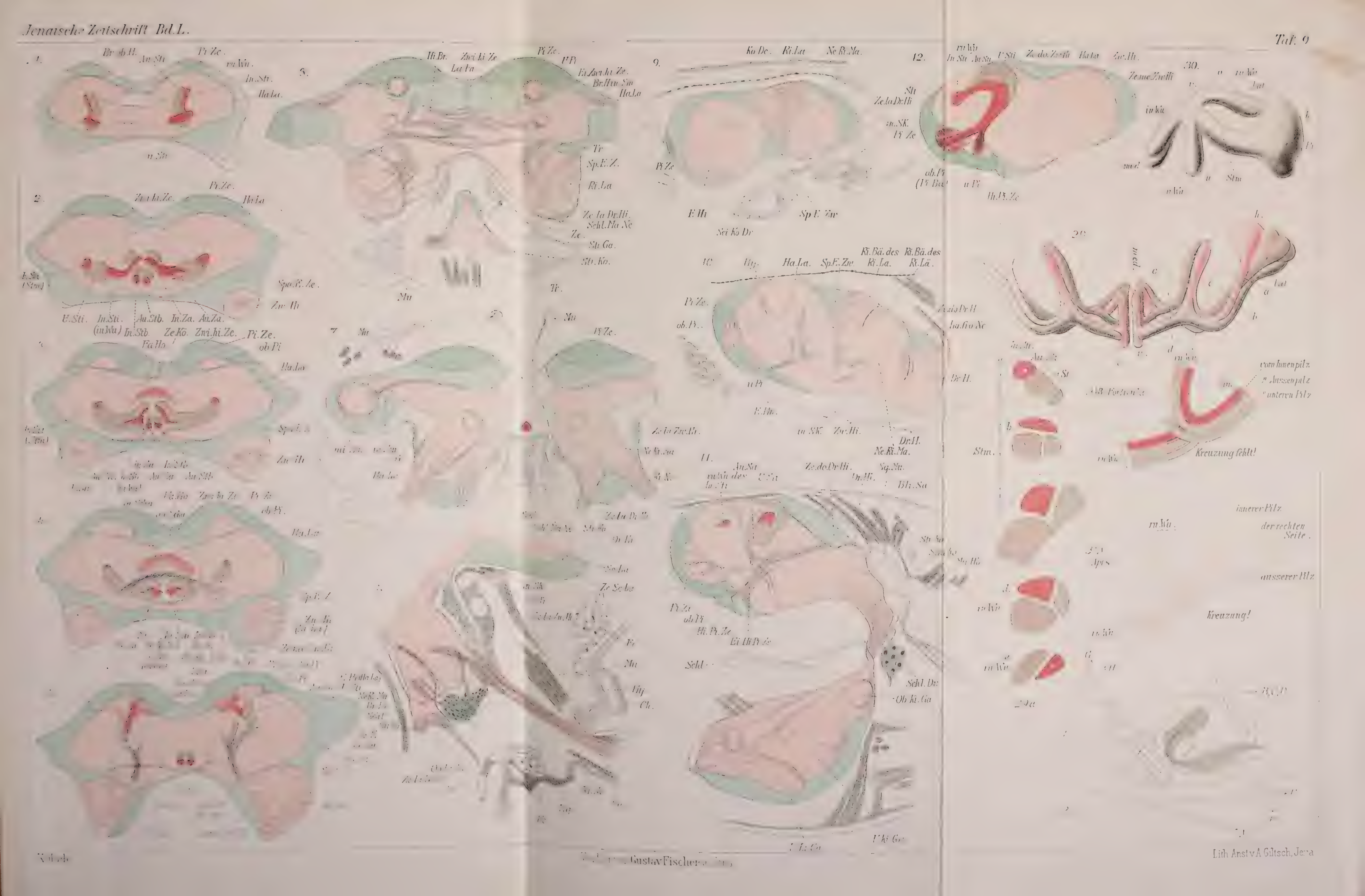
Verlag von Gustav Fischer in Jena





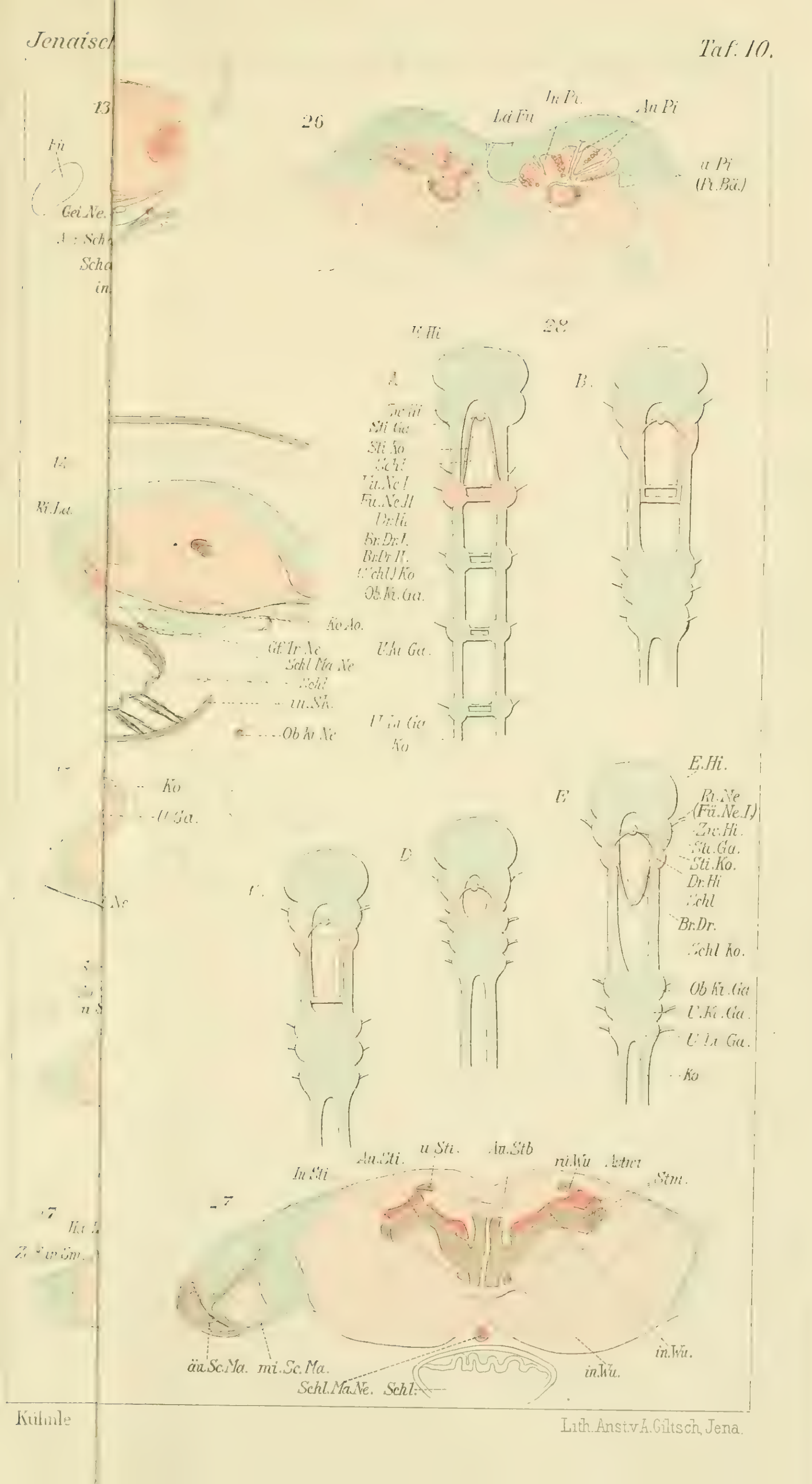
Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.





Jenaische Zeitschrift Bd. L.
Taf. 9
Kreuzung fehlt!
innerer Pilz
der rechten
Seite.
äusserer Pilz
Kreuzung!
Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena




Lä Fu
In Pi
Au Pi
u Pi
(Pi.Bä.)
E.Hi.
B.
E
D
Ko Ao.
Schl.Ma.Ne.
Schl.
äu.Sc.Ma.
mi.Sc.Ma.
in.Wu.
Br.Dr.
Dr.Hi
Ob.Ki.Ga.
Ko



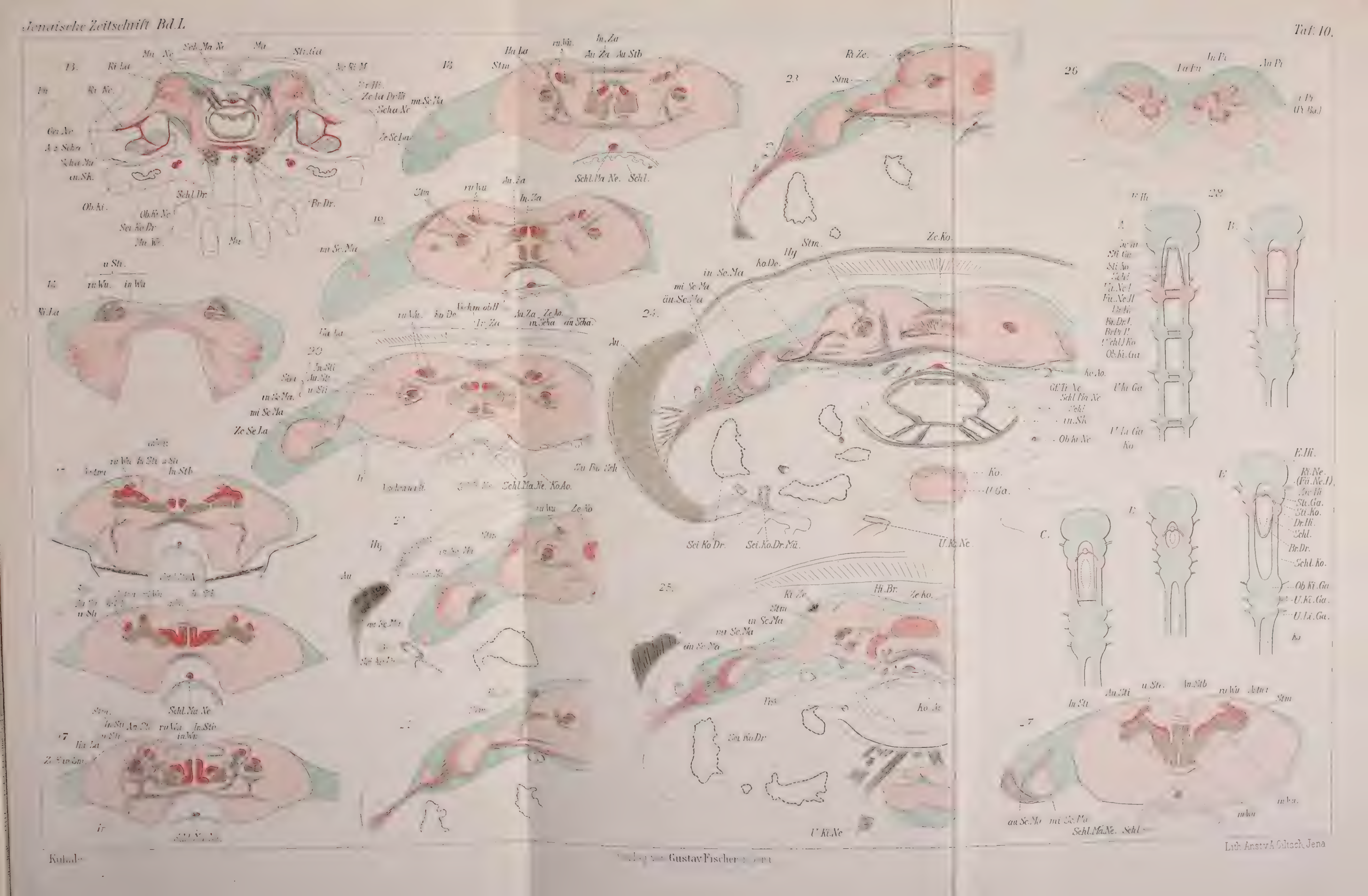






Fig. 33.

Fig. 34.

Kühnle. Verlag von Gustav

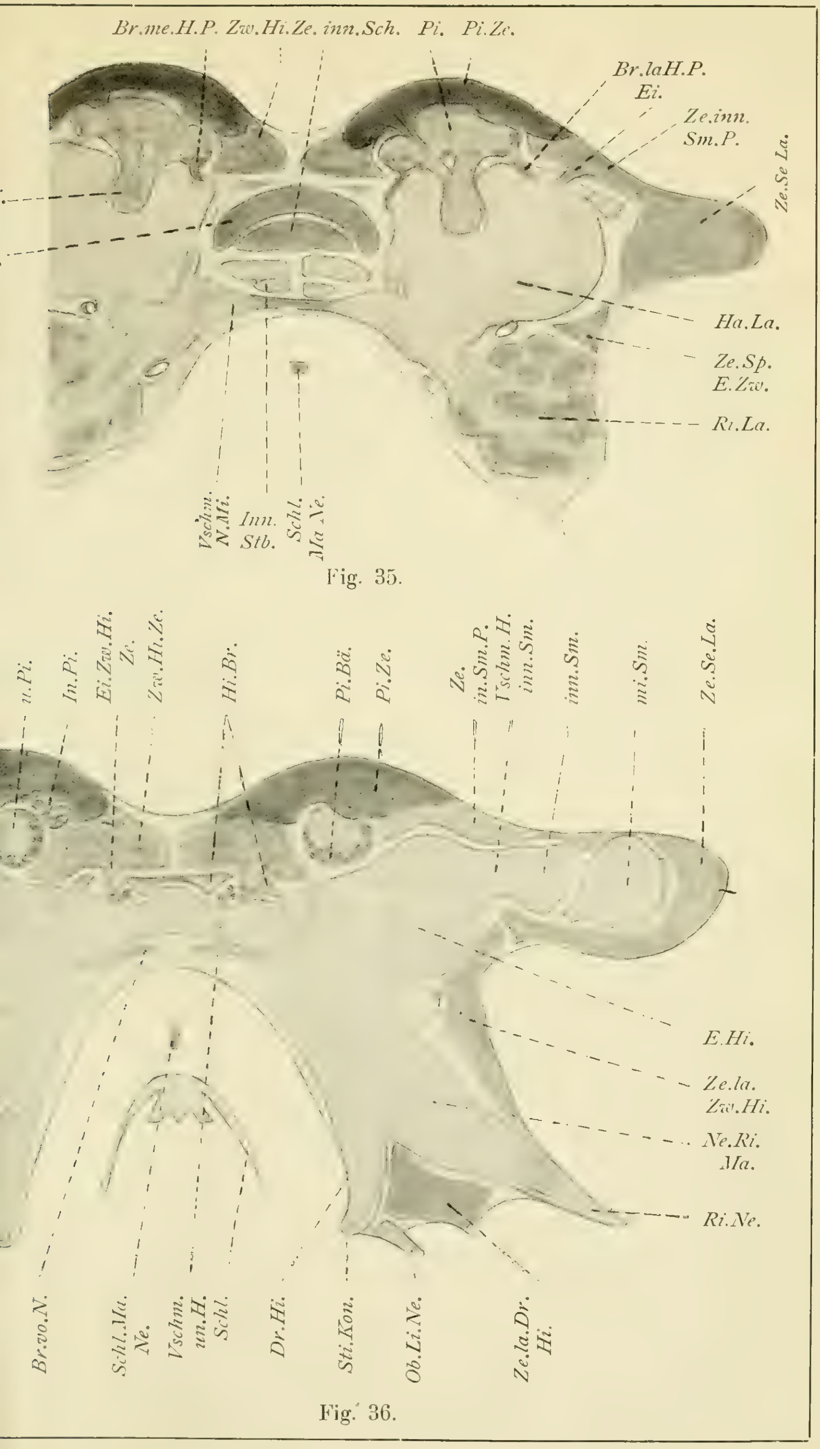


Fig. 35.

Fig. 36.

ner in Jena.



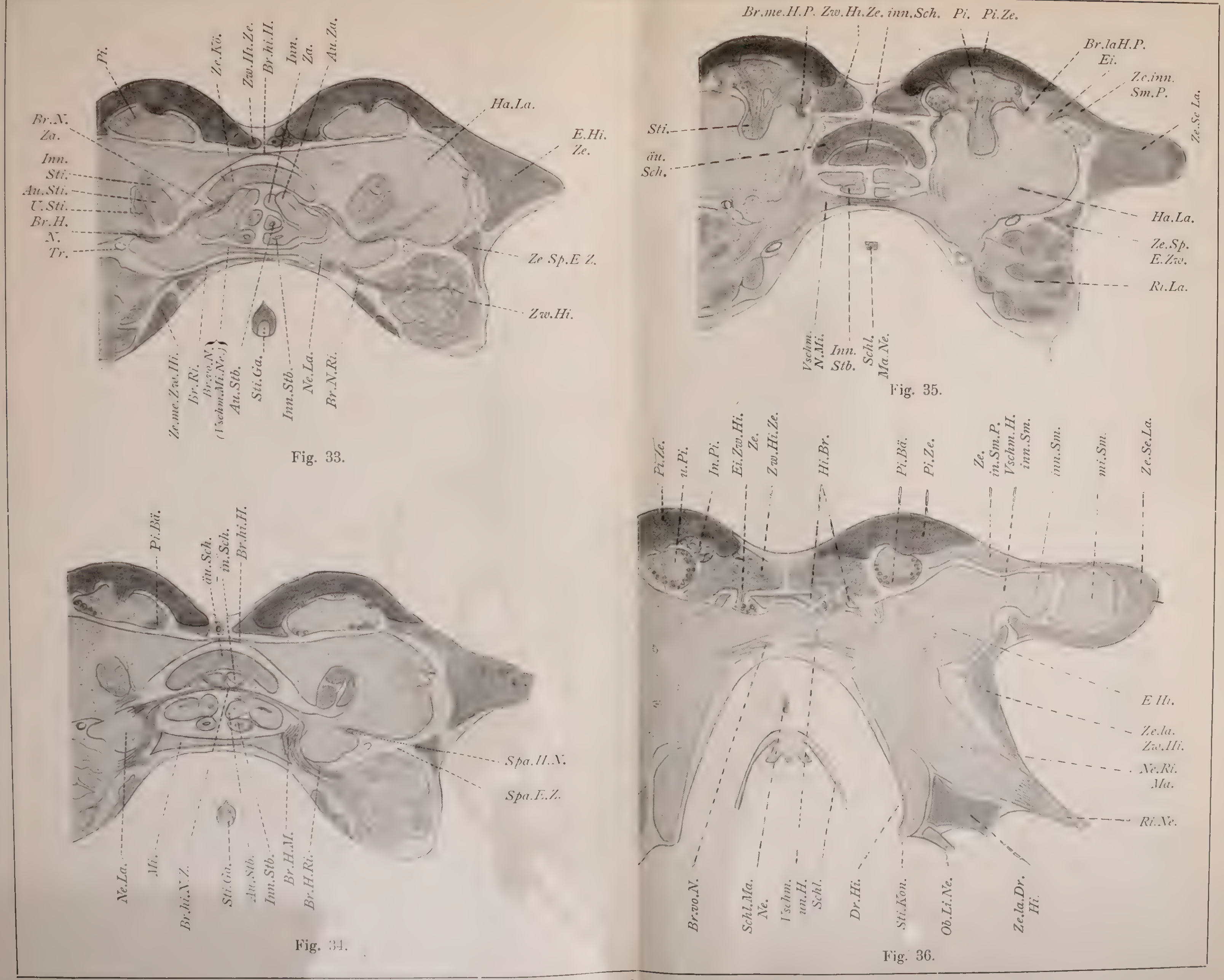


Fig. 33.

Fig. 35.

Fig. 34.

Fig. 36.

Kühnle.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.





Pi.Ze. Zw.Hi.Ze. Br.un. Hi. Br. H. Br.H.mi.Sm. mi.Sm. äu.Sm.

Ze.la.Zw.Hi.

Ne.Ri.Ma.

Ze.la.Dr.Hi.

Schl.Ma.Ne. Dr.Hi.

Fig. 37.

Ko.Ao.Mü.

Pi.Ze. Schl.Ma.Ne. mi.Sm.

Tr.

Dr.Hi.

Ze.la.Dr.Hi.

Schl.

Schl.Dr.

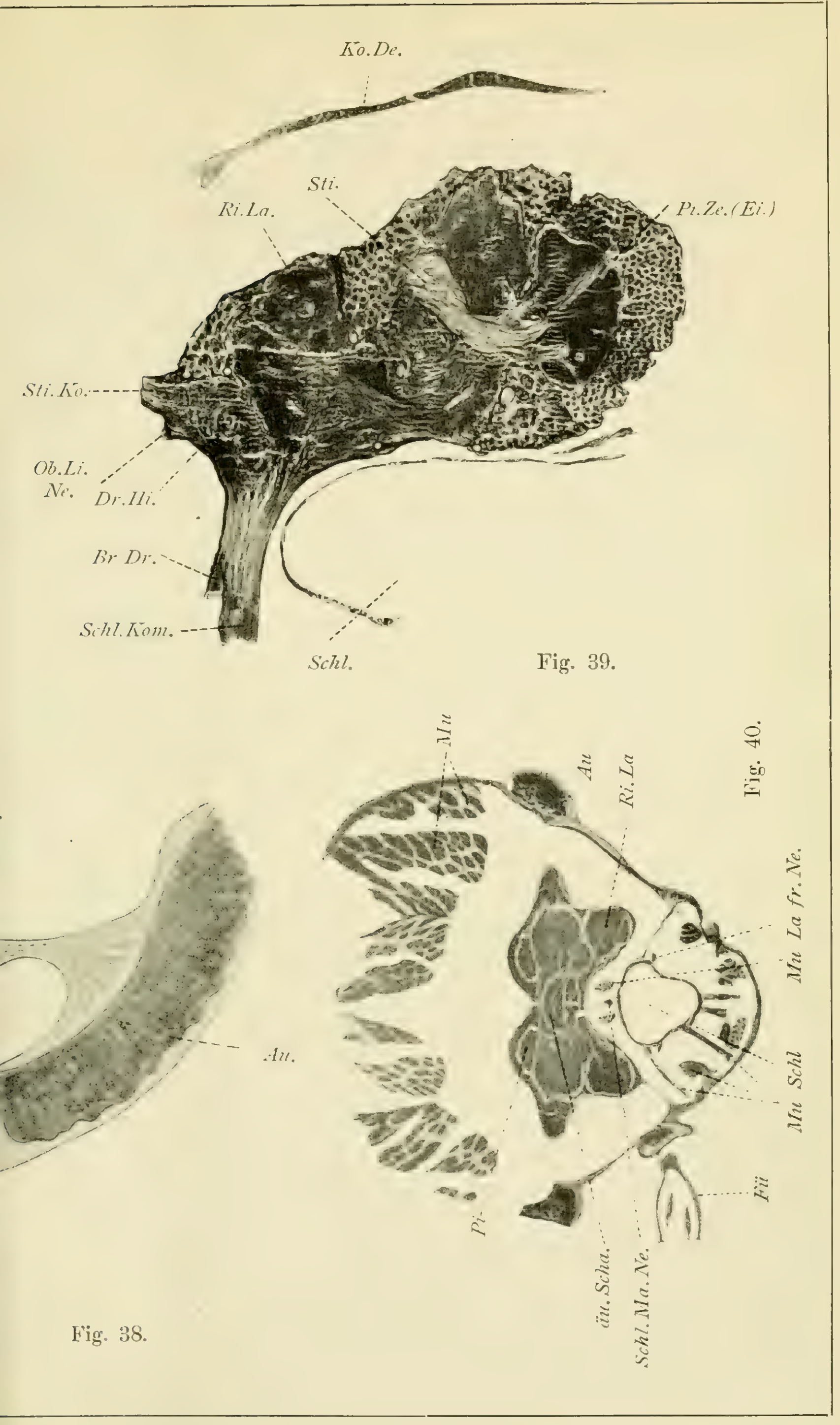


Fig. 39.

Fig. 40.

Fig. 38.



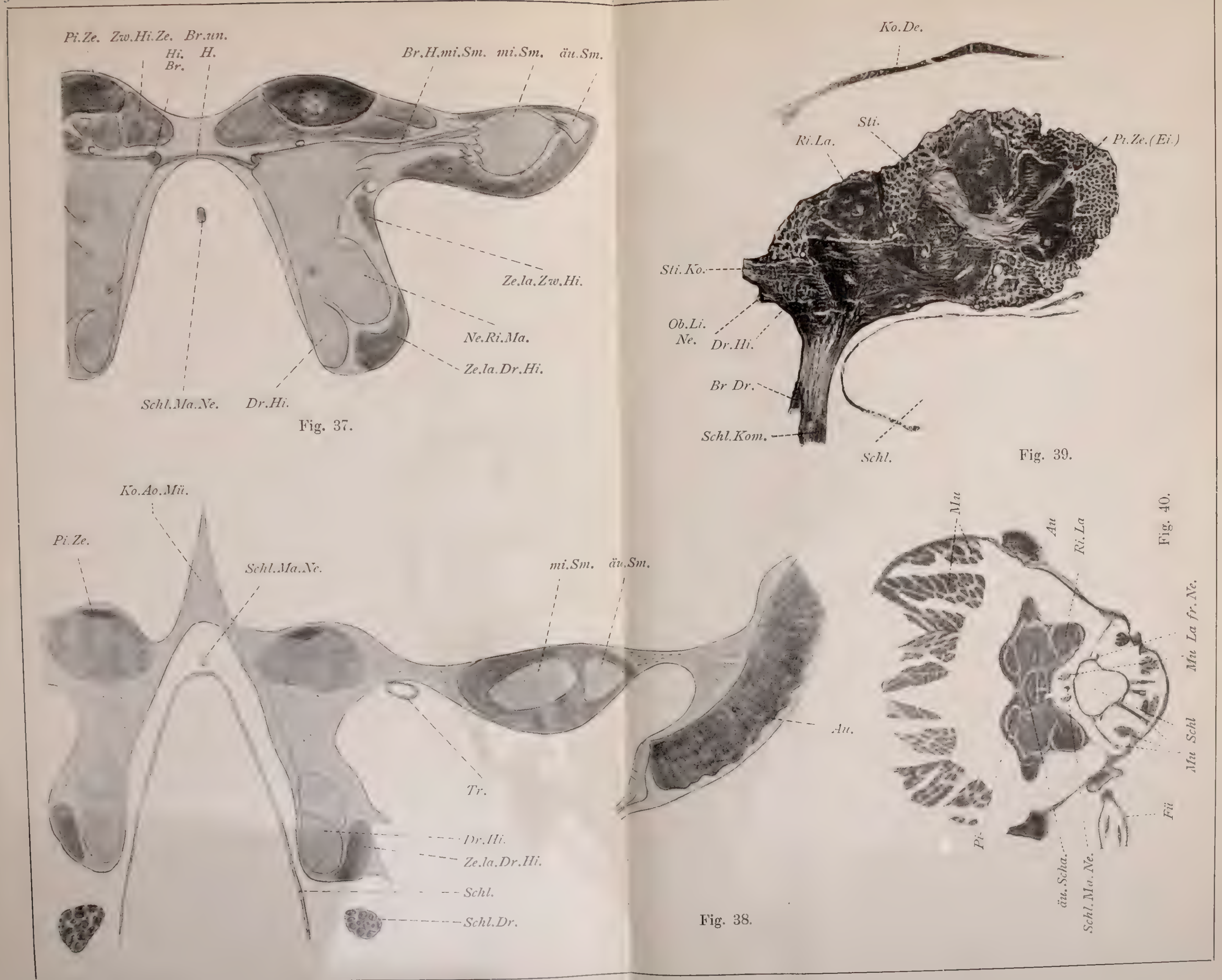


Fig. 37.

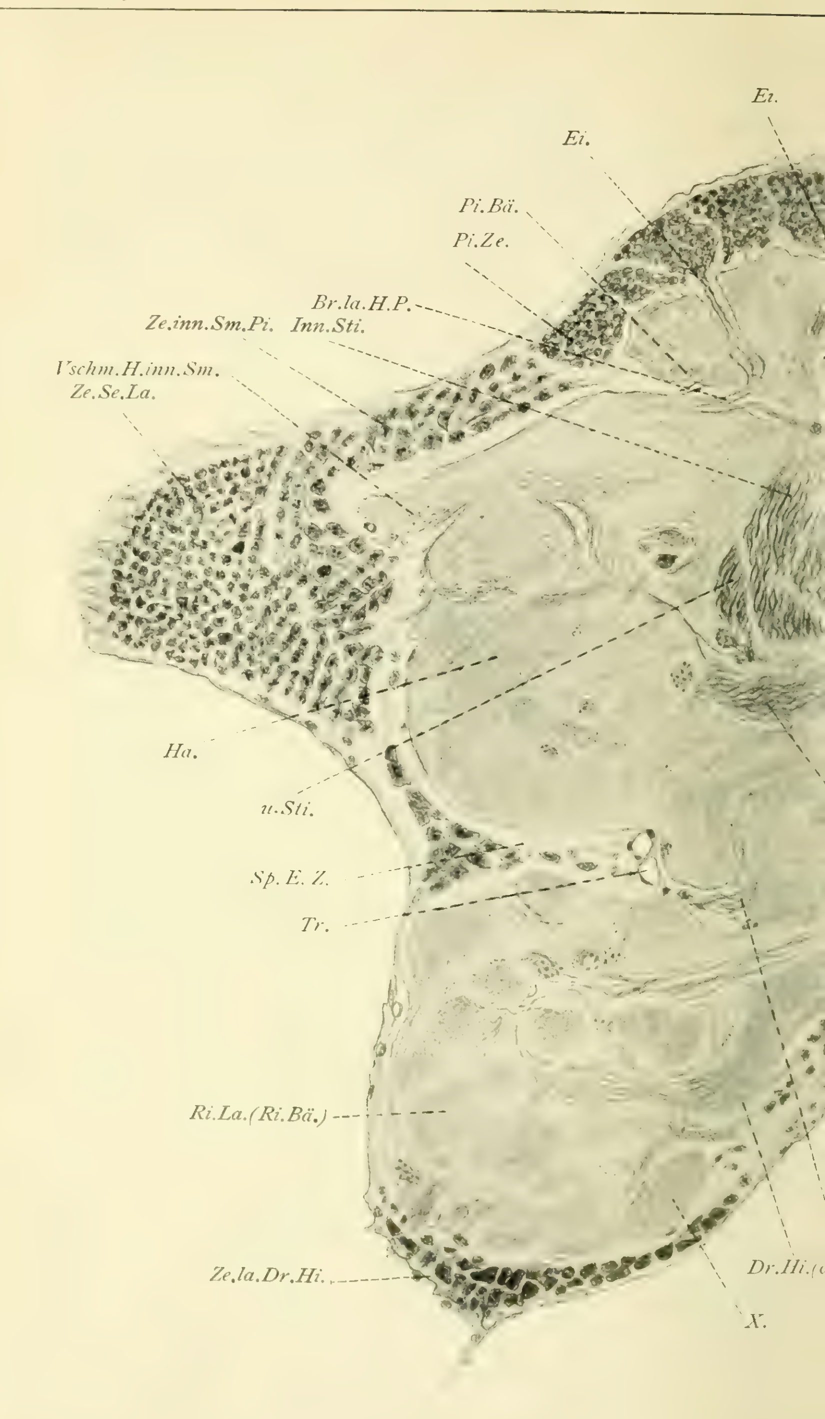
Fig. 38.

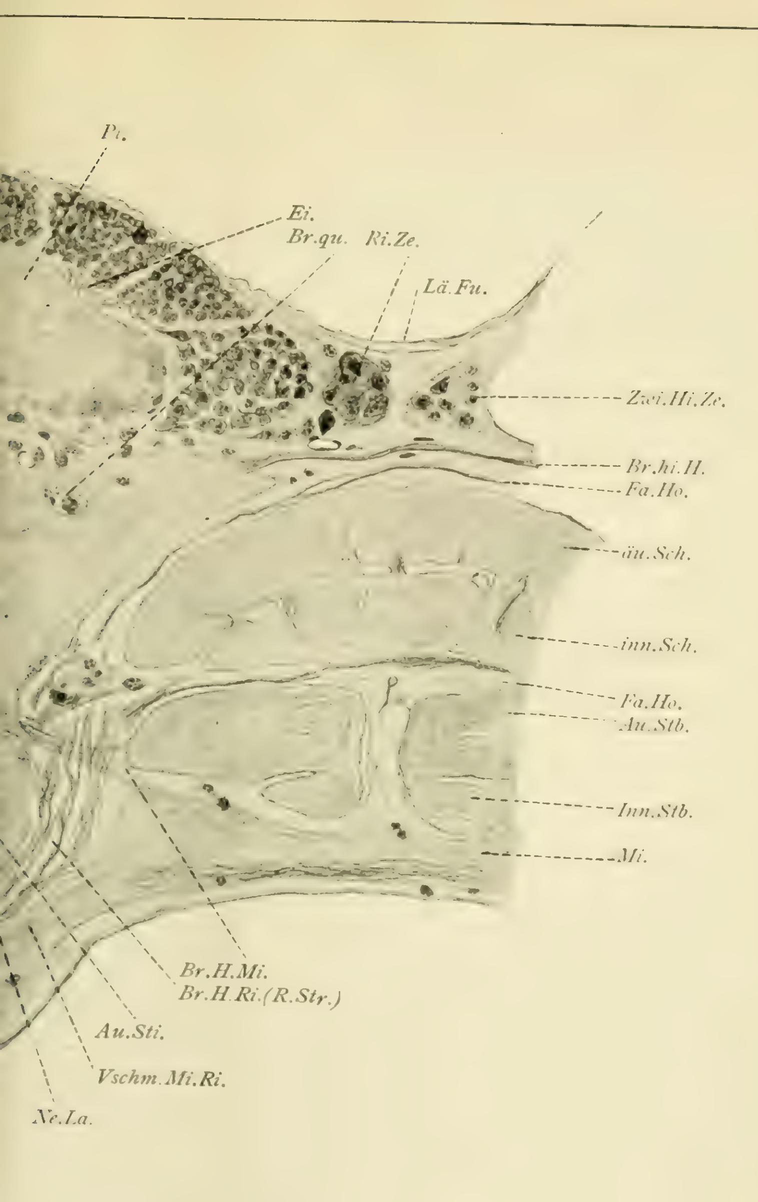
Fig. 39.

Fig. 40.

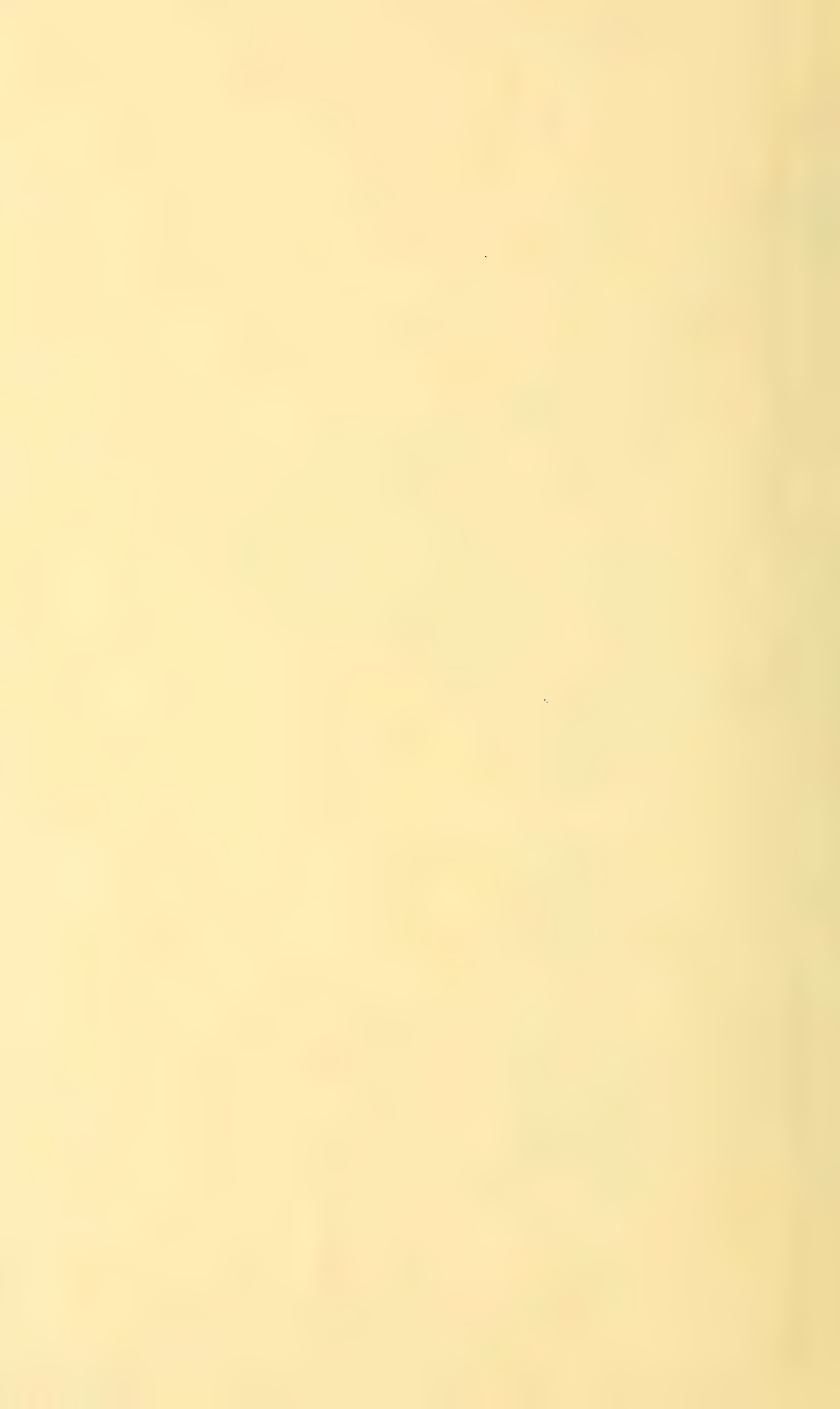





Ei.
Ei.
Pi.Bä.
Pi.Ze.
Br.la.H.P.
Ze.inn.Sm.Pi.
Inn.Sti.
Vschm.H.inn.Sm.
Ze.Se.La.
Ha.
u.Sti.
Sp.E.Z.
Tr.
Ri.La.(Ri.Bä.)
Ze.la.Dr.Hi.
X.

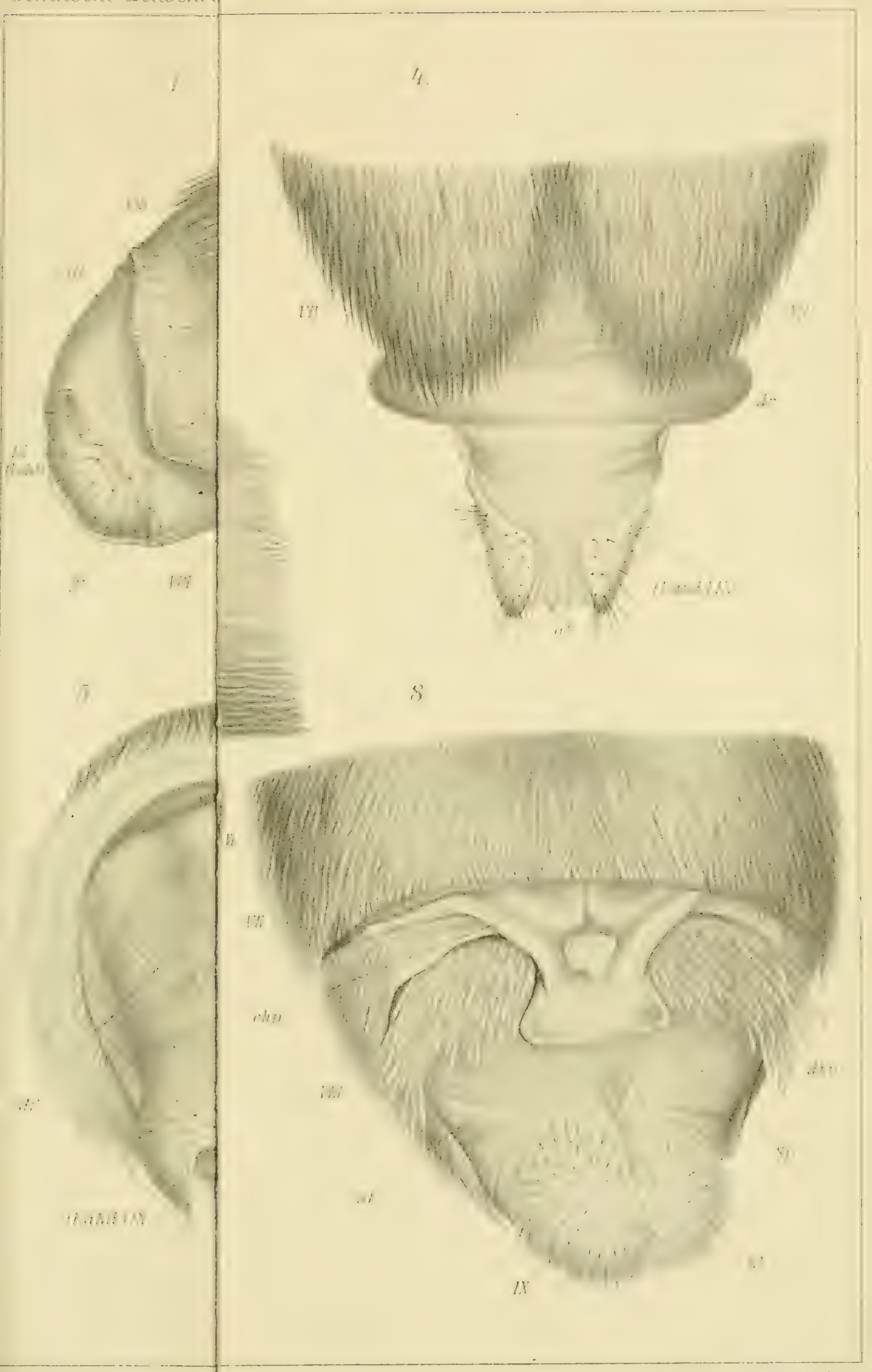

Pi.
Ei.
Br.qu.
Ri.Ze.
Lä.Fu.
Zwi.Hi.Ze.
Br.hi.H.
Fa.Ho.
äu.Sch.
inn.Sch.
Fa.Ho.
Au.Stb.
Inn.Stb.
Mi.
Br.H.Mi.
Br.H.Ri.(R.Str.)
Au.Sti.
Vschm.Mi.Ri.
Ne.La.

cher in Jena.




Ei.
Ei.
Pi.
Pi.Bä.
Pi.Ze.
Ei.
Br.qu.
Ri.Ze.
Lä Fu.
Br.la.H.P.
Ze.inn.Sm.Pi.
Inn.Sti.
Vschm.H.inn.Sm.
Ze.Se.La.
Zwi.Hi.Ze.
Br.hi.H.
Fa.Ho.
äu.Sch.
inn.Sch.
Fa.Ho.
Au.Stb.
Inn.Stb.
Mi.
Ha.
u.Sti.
Sp.E.Z.
Tr.
Br.H.Mi.
Br.H.Ri.(R.Str.)
Au.Sti.
Vschm.Mi.Ri.
Ne.La.
Ri.La.(Ri.Bä.)
Ei!
Dr.Hi.(ob.E.)
Ze.la.Dr.Hi.
N.

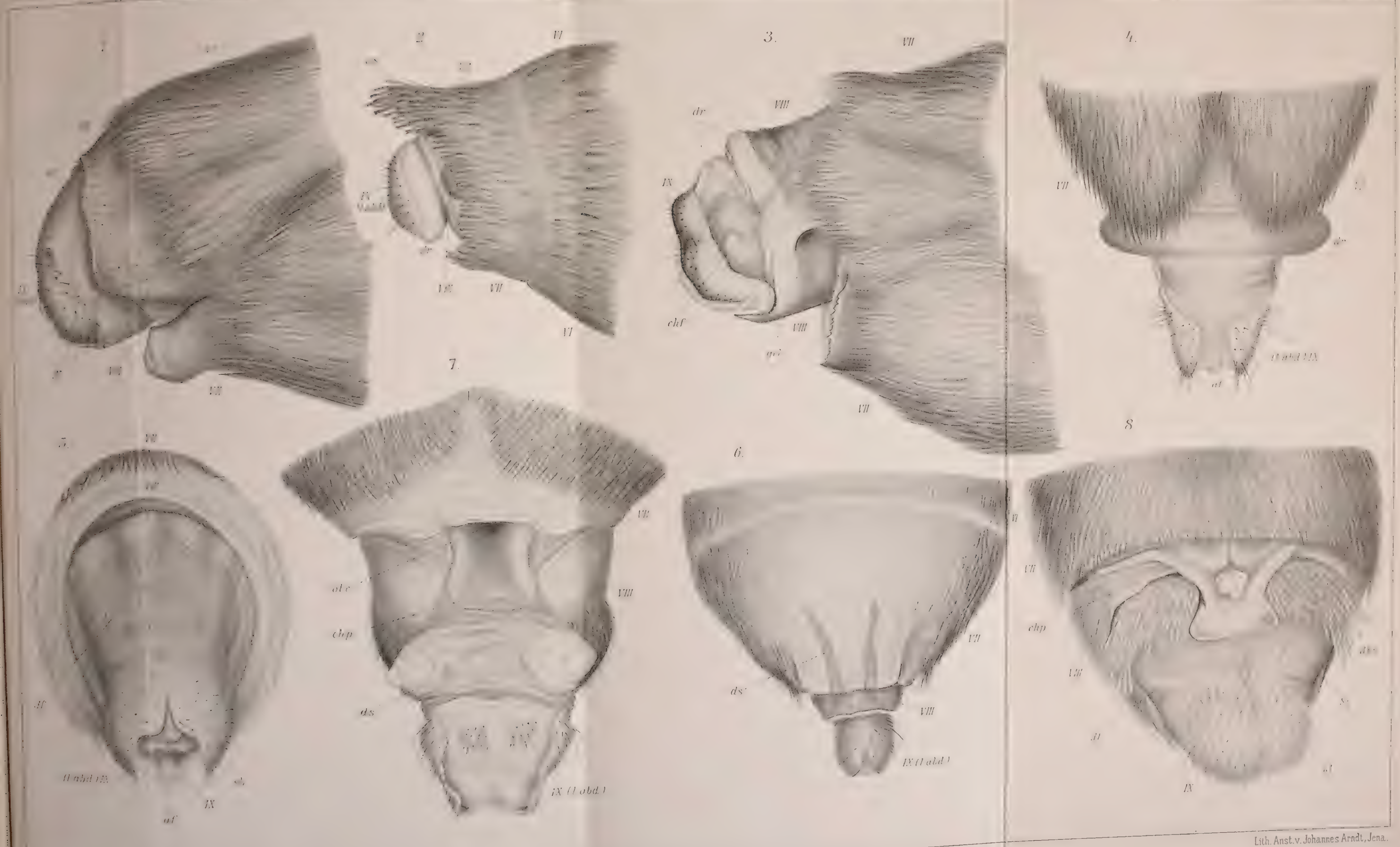




E. Urbahn gez.

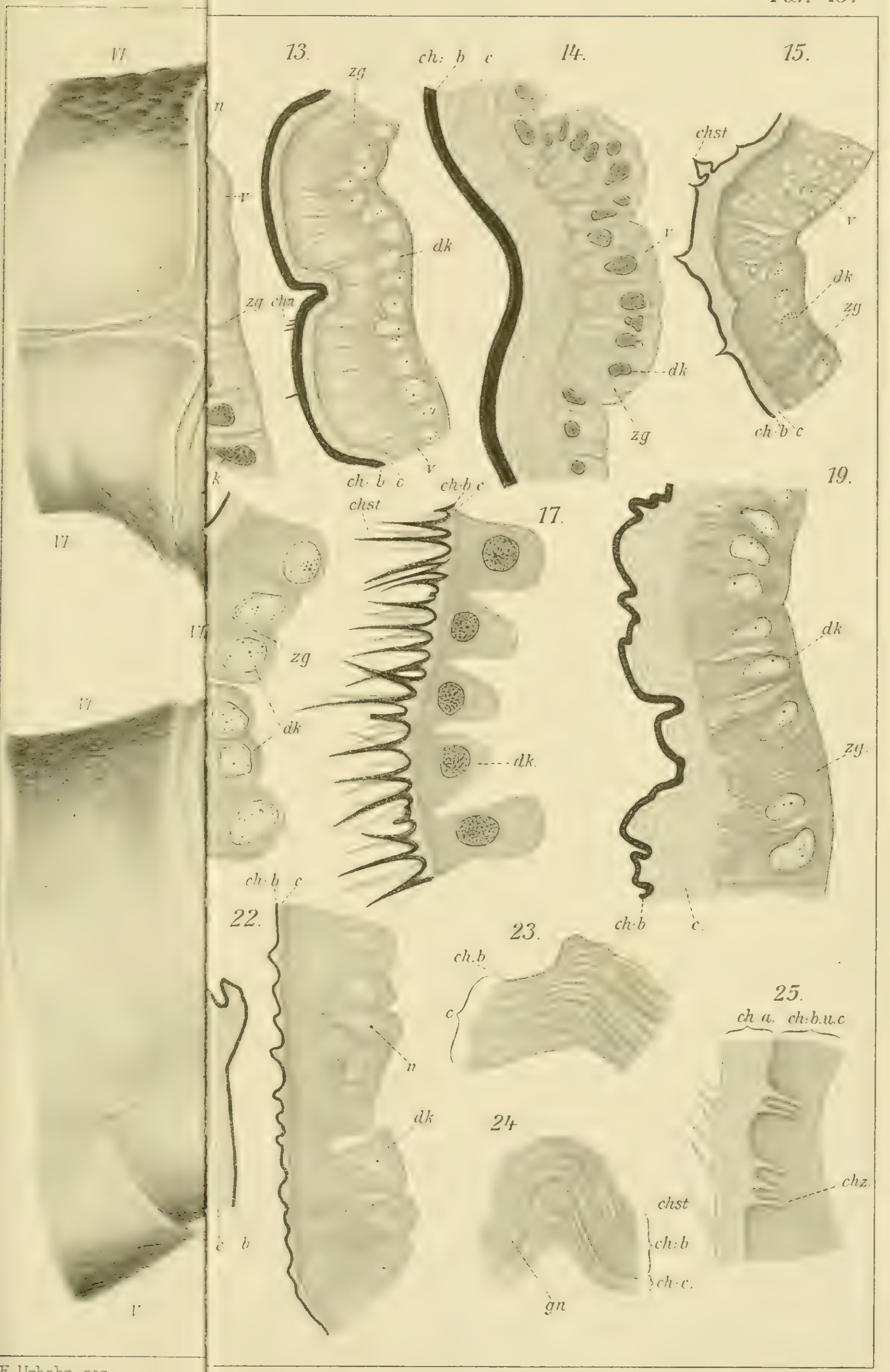
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.





Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.
Verlag von Gustav Fischer in Jena

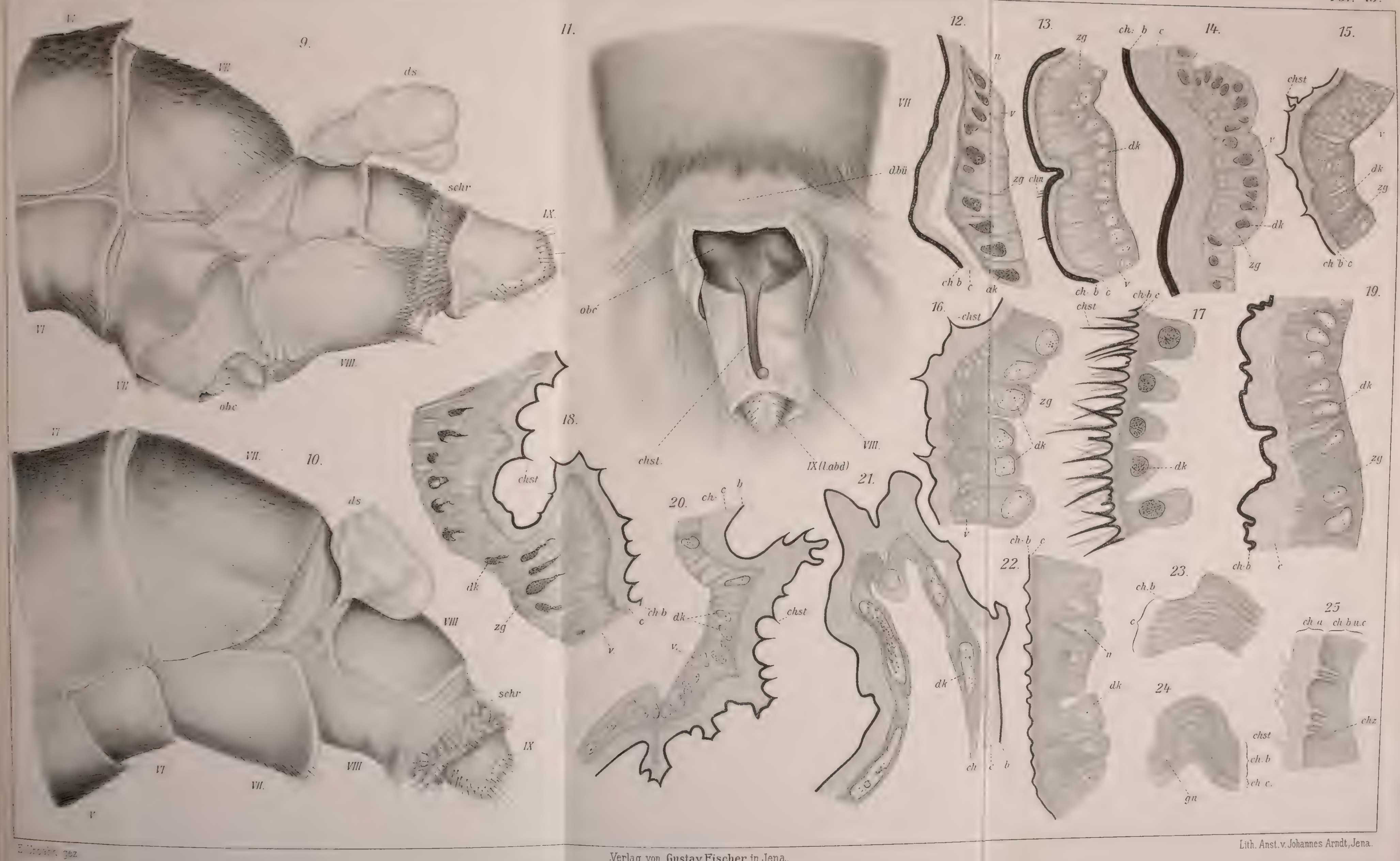




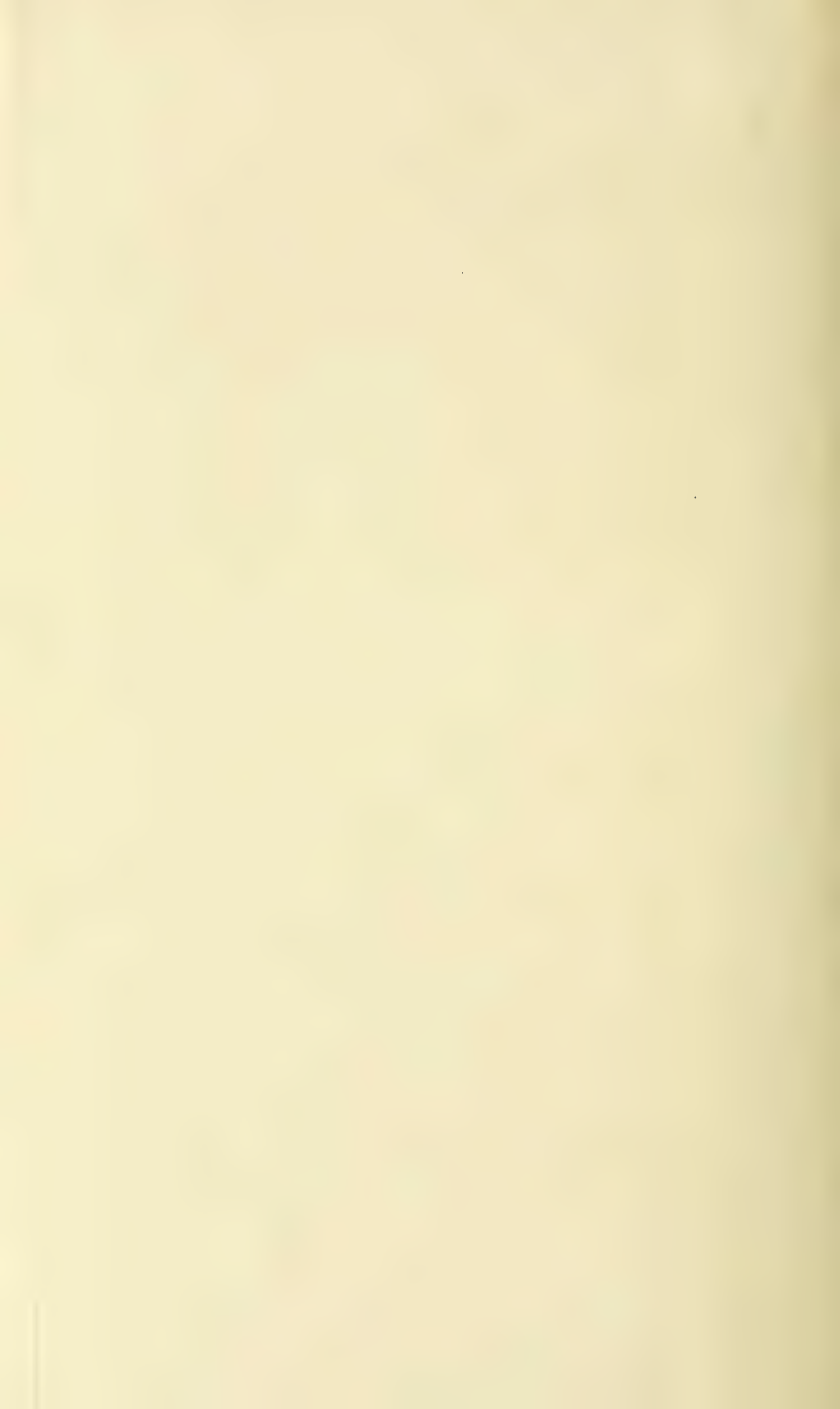
E. Urbahn gez.

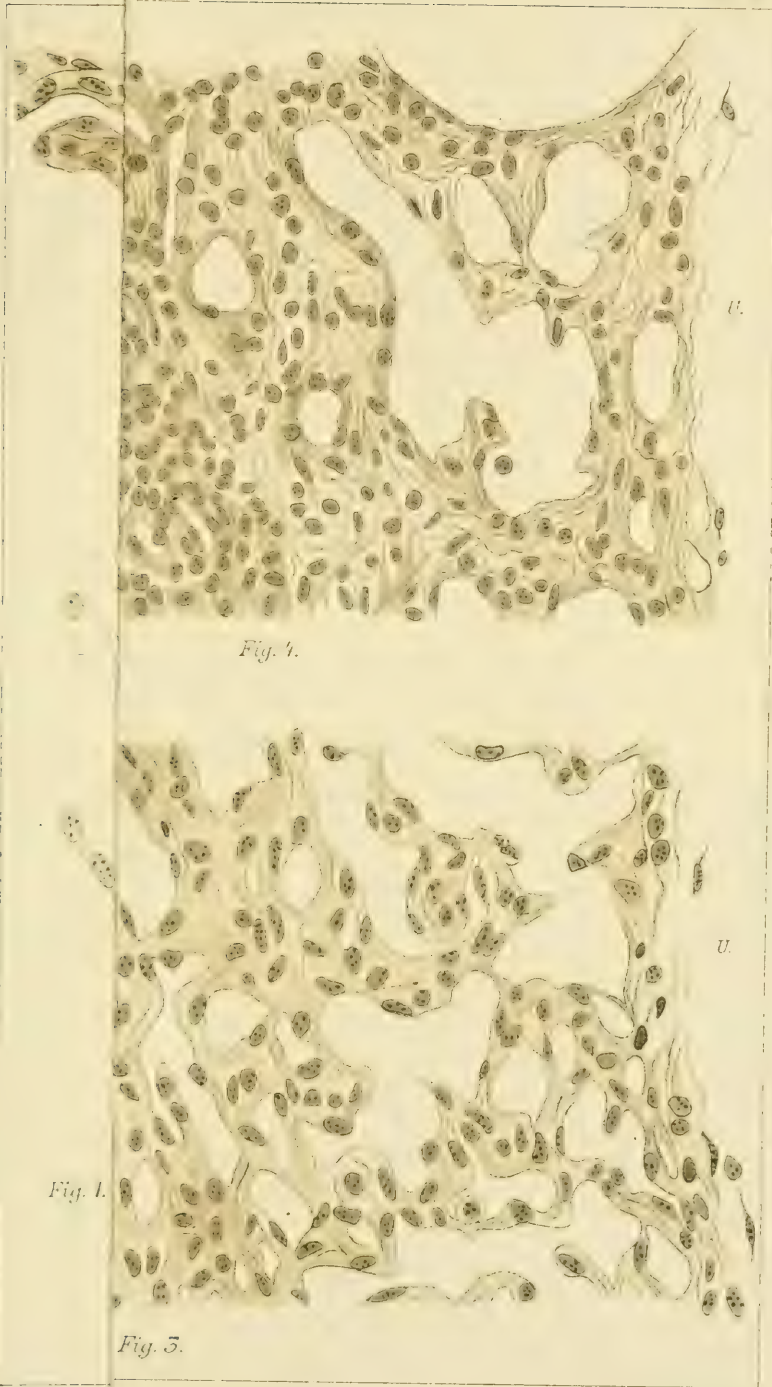
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.





Verlag von Gustav Fischer in Jena.
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.





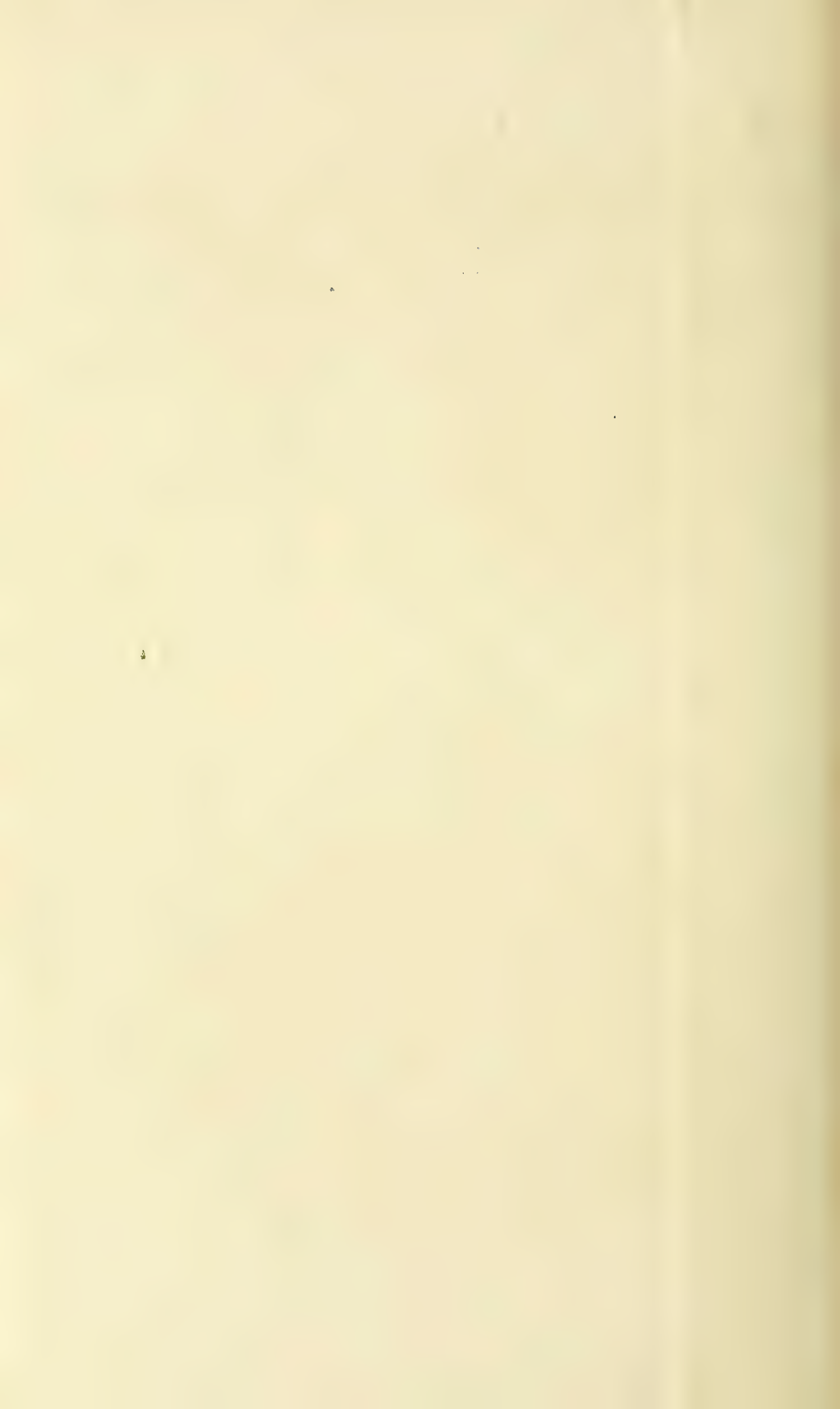
Lith.Anst.v.K.Wesser,Jena





Lith.Anst.v.K.Wesser, Jena

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



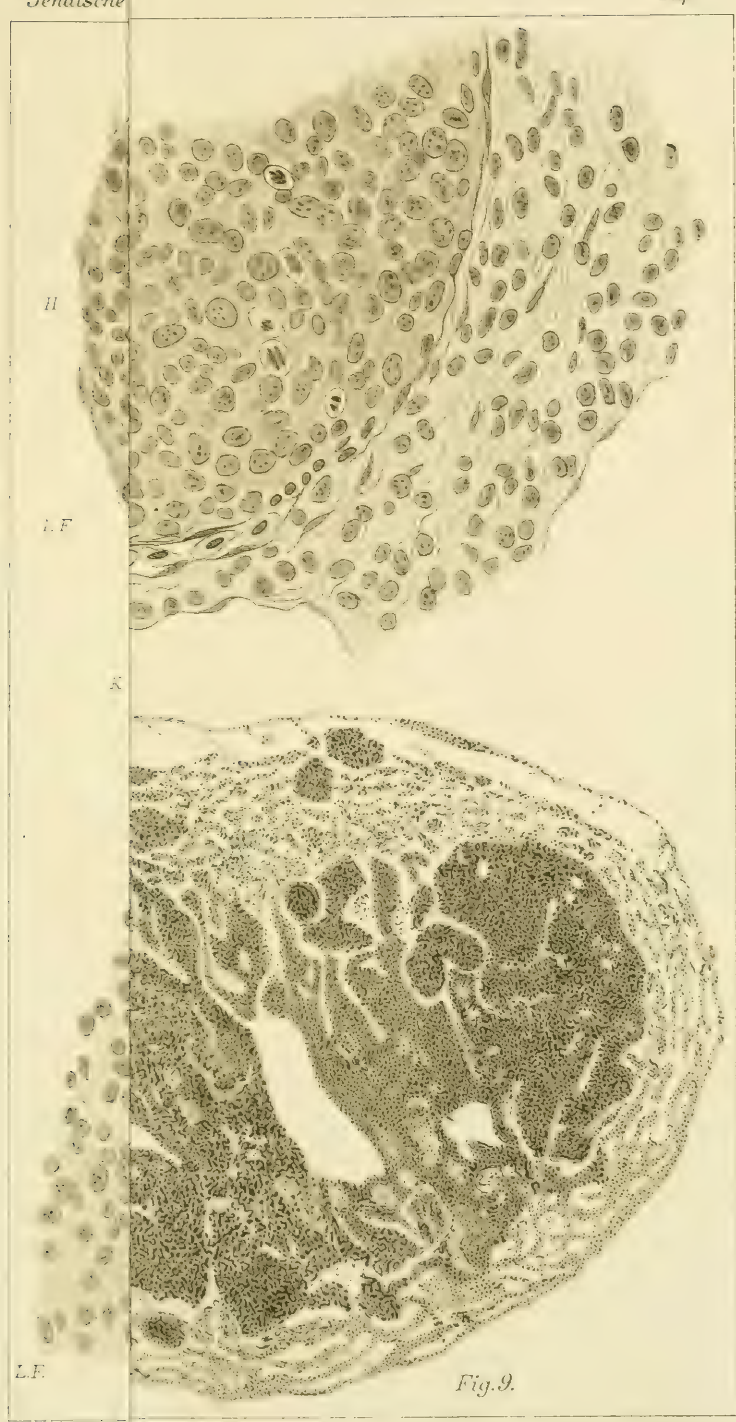


Fig. 9.

Fürther u. Gil.   Lith.Anst.v.K.Wesser, Jena





Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9.

Lith.Anst.v.K.Wesser, Jena

Verlag von Gustav Fischer in Jena.





1.



Schulterdecke . . . . o
Behaarung . . . . —
Vorderflügel Grundfarbe . . . p
„ Zeichnungsfarbe w
Hinterflügel Grundfarbe . . —h
„ Zeichnungsfarbe . s
„ Gelbrand . . . or

2.



Schulterdecke . . . . . .
Behaarung . . . . -
Vorderflügel Grundfarbe . .
„ Zeichnungsfarbe
Hinterflügel Grundfarbe . .
„ Zeichnungsfarbe b
„ Gelbrand . . .

5.



Schulterdecke 2
Behaarung 1
Vorderflügel Grundfarbe . . g
„ Zeichnungsfarbe B
Hinterflügel Grundfarbe . . +z
„ Zeichnungsfarbe bs
„ Gelbrand . . . r

6.



Schulterdecke . . . . . .
Behaarung . . . .
Vorderflügel Grundfarbe . .
„ Zeichnungsfarbe
Hinterflügel Grundfarbe . .
„ Zeichnungsfarbe b
„ Gelbrand . . . -

3.



4.



7.

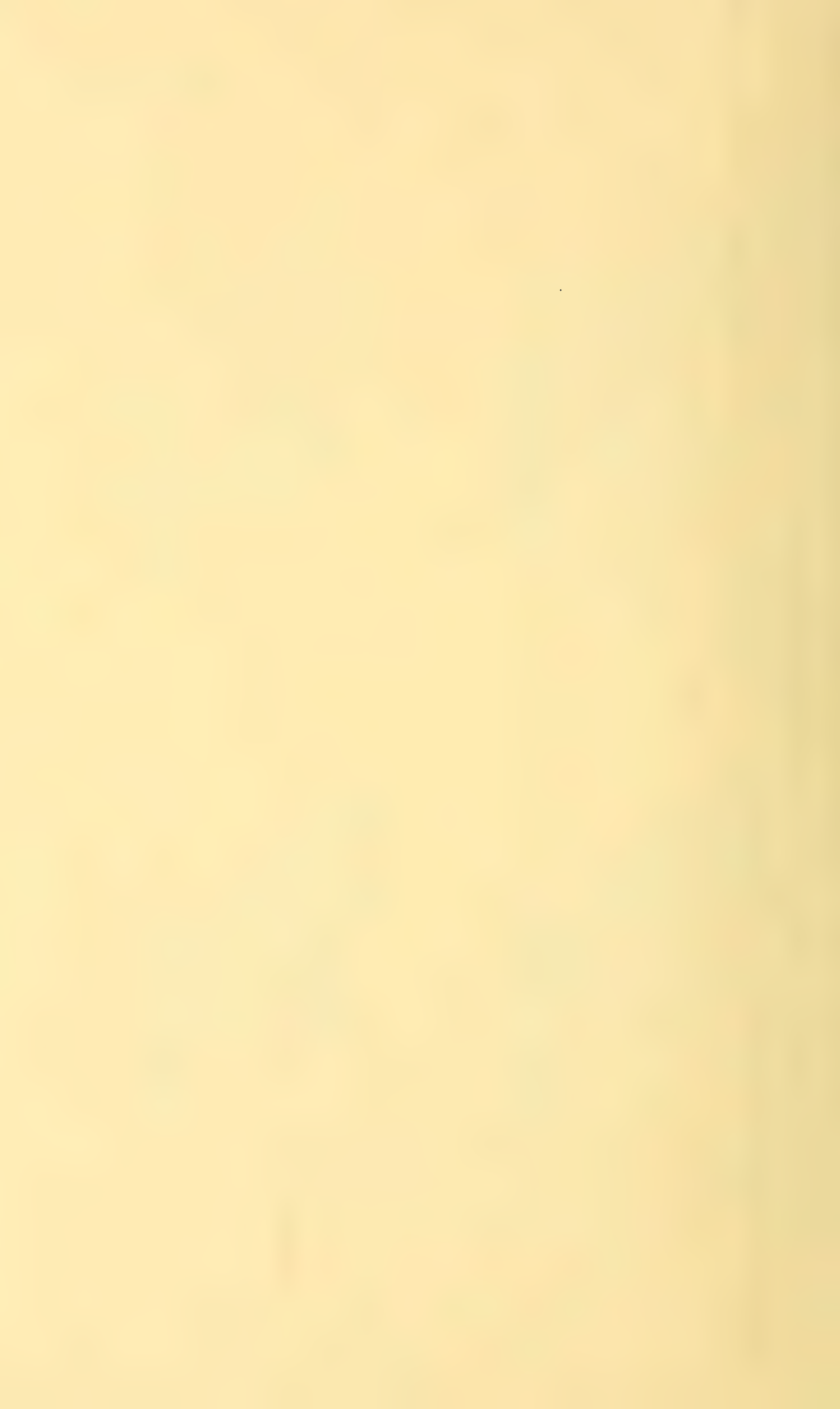


8.



...er in Jena.

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.



1.



Schulterdecke . . . . . . o
Behaarung . . . . —
Vorderflügel Grundfarbe . . p
" Zeichnungsfarbe w
Hinterflügel Grundfarbe . . ¬h
" Zeichnungsfarbe . s
" Gelbrand . . . or

2.

Schulterdecke . . . . . . o
Behaarung . . . . —
Vorderflügel Grundfarbe . . w
" Zeichnungsfarbe M
Hinterflügel Grundfarbe . . h
" Zeichnungsfarbe bw
" Gelbrand . . . or

3. 4.



Schulterdecke 1
Behaarung 1
Vorderflügel Grundfarbe . . wg
" Zeichnungsfarbe H
Hinterflügel Grundfarbe . . +h
" Zeichnungsfarbe bs
" Gelbrand . . . or

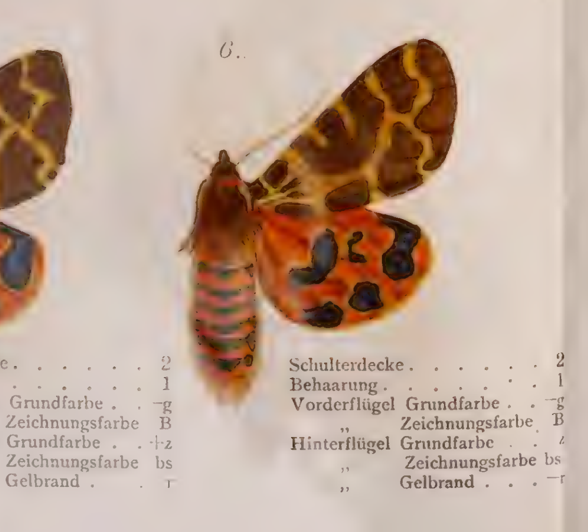
Schulterdecke 1
Behaarung 1
Vorderflügel Grundfarbe . . c
" Zeichnungsfarbe H
Hinterflügel Grundfarbe . −z
" Zeichnungsfarbe bs
" Gelbrand . . −r

5.



Schulterdecke 2
Behaarung 1
Vorderflügel Grundfarbe . . −g
" Zeichnungsfarbe B
Hinterflügel Grundfarbe . . +z
" Zeichnungsfarbe bs
" Gelbrand . . r

6.



Schulterdecke 2
Behaarung 1
Vorderflügel Grundfarbe . . −g
" Zeichnungsfarbe B
Hinterflügel Grundfarbe . . z
" Zeichnungsfarbe bs
" Gelbrand . . . −r

7.



Schulterdecke 3
Behaarung . . . . +
Vorderflügel Grundfarbe . . −g
" Zeichnungsfarbe D
Hinterflügel Grundfarbe . . −d
" Zeichnungsfarbe b
" Gelbrand . . . +r

8.



Schulterdecke 4
Behaarung 1
Vorderflügel Grundfarbe . +g
" Zeichnungsfarbe D
Hinterflügel Grundfarbe . +d
" Zeichnungsfarbe b
" Gelbrand . +r







Verlag von Gust



er in Jena.

Lith Anst. v. A. Giltsch, Jena





Verlag von Gustav Fischer in Jena.





	α																			
	1	(1)	2	(2)	3	(3)	4	(4)	5	(5)	6	(6)	7	(7)	1	(1)	2	(2)	3	(3)
0																				
I'																			•VI'γ3	
I''																				
II																			•VIβ3	
II'																				
II'''																				
II''''																VI'γ4•				
III'			VI'β3•		•VI'α4												•VIγ3 VI'α3•		•VI'γ3	
III''																				
III'''			•VI'β3 VI'γ4•								•VI'β5						•VIα3 •VIα4 VI'γ5• •VI''α4		Vβ5• •VI'γ3	
III''''																				
IV		•VI''β3 VI''β2•	•VI'α3 :VI'β4 V'γ5• •VI''α2 :VI''α3 •VI''β3		Vβ4• V'γ5: •VI'α3 VI'β4• •VI'γ3 •VI'''α1						•VI'γ4						•V'β4• VI'β4• V''β(3)• [illegible]• V'γ5• :V α3 :V''β3 V β4• :VI α(1)		[illegible]β5• VI'γ5• VI'β5• •VI'γ4	
V			•VI''α3																	
VI	•VI'''α1																			

Verlag von Gusta

5	(5)	6	(6)	7	(7)	γ 1	(1)	2	(2)	3	(3)	4	(4)	5	(5)	6	(6)	7	(7)
V'γ7•													•IIIγ7	•IIγ7 V'γ5• V'γ6• V''γ7•			IVγ(5)• IVγ(6)• V'γ4• V'γ6• VI'γ5• •VI'γ(5)	Iγ(4)• •Vγ(4) •V'γ(4) •VI''β3	Iγ7•
		•VIβ3 •VI'β4	VI'γ7•	•VI'β3 •VI''γ3 •VI'γ4	IVγ4• V'γ5•							VI'γ(5)•	IVγ7• V'γ(6)•	IVγ7• V'γ5• VI'γ(5)•		VI'γ5•	•V'γ7• •VI'γ5 •VI'γ7	V'γ5•	
				•Vβ4			V'γ6•												
		•VI'γ4	•V'γ3 •Vγ4		•V'γ5						VIγ5•					•V''γ4			
•V'β4 •Vγ4												VIγ5•		VIγ5•					
		•VI'γ4	•Vγ3										•IVγ4	V'γ5• V'γ(5)• •VIγ5		•V'γ5	•VI''α4	VI'β5•	
VI'β3• •VIγ4 VIγ5•			•VI''β4								IVγ(5)•	VIγ4•		•VI'γ5 V''γ5•				•VI'β4	
•VI''γ3			•VI'β4											V'γ5•					
•V'α4 •V'γ(4) ⁝VI'β3 ⁝VI'β4 VI'β5• •VIγ5⁝		VIβ4• •VI'γ3	•VIβ3 •VI'β4 •VI'β5 VI'γ4•	•Vβ4 •VI'γ4 •VI''β3 •VI''β(4) •V'γ3			Vγ7•	Vβ5• •V'γ5	Vγ5•	Vγ5• •V'β4		V'γ4• VI'γ5⁝		V'γ5⁝ V'γ6• VIβ5⁝ •VI'γ(3) VI'γ4⁝ VI'γ(4)• ⁝VI'γ5⁝ VI'γ6•		VI'γ4• ⁝VI'γ7	•VI'β3 VI''γ6•	•VI'γ5	
Vβ5• V'γ5• •VI'α3 ⁝VIα3 •VI''α4 VI''β3•		VIβ3•	Vα4• VI'β5• •Vβ3 VIβ3•						VI'γ4• V'γ5•	Vγ7• VIγ5• VIγ6•		V'γ5• •VI'β4• VIγ5• VI'γ(5)•		IVγ7• VIγ5•					
	VIα3•																		

…scher in Jena.



	α 1	(1)	2	(2)	3	(3)	4	(4)	5	(5)	6	(6)	7	(7)
0														
I'														
I''														
II														
II'														
II''														
II'''														
III			VI'β3•		•Vα4									
III''														
III'''			•VIβ3 Vγ4•								•Vβ5			
III''''														
IV		•VI''β3 VI''β[illegible]•	•VI'α3 •VI'β4 Vγ5• •VIα2 •VIα3 •VI''β3		V'β4• V'γ5 •VIα3 Vβ4• •VI'γ3 •VIα1						•VIγ4			
V			•VI''α3											
VI	•VIα1													

	β 1	(1)	2	(2)	3	(3)	4	(4)	5	(5)	6	(6)	7	(7)
0							•VI'γ[illegible]		V'γ7•					
I'					•VI'γ3						•VIβ3 •VI'β4	VI'γ7•	•VI'β3 •V'γ3 •VI'γ4	IVβ4• VI'γ5•
I''							[illegible]•						•VI'β4	
II					•VI'β3						•VI'γ4	•VI'γ3 •VI''γ4		•V'γ5
II'									•VI'β4 •Vγ4					
II''							VIγ•				•VI'γ4	•VI'γ3		
II'''		VIγ4•												
III			•VIγ3 VI'α3•		•VI'γ3		Vβ• •[illegible]3	VI'γ5• •VI'β3	VI'β3• •VI'γ4 VI'γ5•			•VI''β4		
III''									•VI''γ3			•VI'β4		
III'''			•VIα3 •Vα4 VI'γ5• •VI''α4		Vβ6• •VIγ3		[illegible]		•V'α4 •V'γ4 VI'β3 Vβ4 VIβ5• •VIγ5		VIβ4• •VIγ3	•VIβ3 •VIβ4 •VIβ5 VI'γ4•	•Vβ4 [illegible] [illegible] •Vγ3	
III''''														
IV			•V'β4• [illegible] [illegible] [illegible] Vγ5• Vα3 Vβ3 VI'β4• VIα(1)		Vβ5• VI'γ6• VIβ5• •Vγ4		[illegible]	Vβ4 α3 Vβ3 V'γ5• VIα3	Vβ5• V'γ5• •VI'α3 VI'α3 •VIα4 VI''β3•		VI'β3•	VI'α4• V'β5• •VIβ3 VIβ3•		
V										VI'α3•				
VI														

	γ 1	(1)	2	(2)	3	(3)	4	(4)	5	(5)	6	(6)	7	(7)
0								•IIγ7	•Iγ7 V'γ5• V'γ6• V''γ7•			IVγ(5)• IVγ(6)• V'γ4• V'γ6• VI'γ5• •VIγ(5)	Iγ(4)• •IVγ(4) •V'γ(4) •VI''β3	Iγ7•
I'							VI'γ(5)•	IVγ7• V'γ(6)•	IVγ7• V'γ5• VI'γ(5)•		VI'γ5•	•V'γ7• •VI'γ5 •VI'γ7	Vγ5•	
I''		V'γ6•												
II						VIγ5•					•V'γ4			
II'							VI'γ5•		VIγ5•					
II''								•IVγ4	V'γ5• V'γ(5)• •V'γ5		•V'γ5	•VI''α4	VI'β5•	
II'''														
III						Vγ(5)•	VI'γ4•		•VI'γ5 VI'γ5•				•VI'β4	
III''									Vγ5•					
III'''		Vγ7•	V'β5• •V'γ5	VIγ5•	V'γ5• •Vβ4		V'γ4• Vγ5		V'γ5 V'γ6• VIβ5 •V'γ(3) V'γ4 [illegible] V'γ5 VIγ6•		VI'γ4• V'γ7	•VI'β3 VI'γ6•	•VIγ5	
III''''														
IV				Vγ4• Vγ5•	Vγ7• VIγ5• VIγ6•		Vγ5• •VIγ4• VIγ5• VI'γ1•		IVγ7• VIγ5•					
V														
VI														



							α'													
	1	(1)	2	(2)	3	(3)	4	(4)	5	(5)	6	(6)	7	(7)	1	(1)	2	(2)	3	(3)
0, I																				
II																				
III																				
IV																				
V'							•II''β5													
V''																				
VI'					•III''β2 •IVα2 •IVα3 :IVβ4 •IVβ(4) •IVβ5		•II α3 •II''β2 IVβ4: IVβ(6)•		II''β4:										•Iβ6 •Iβ7 •IIβ3 II'α2• II'β5• •IIα2 :III''β4 :II''β5 •IIβ(6) •III''γ(6) :IVβ4• •IVβ(4) Vβ6• IVβ(6)•	
VI''			•IVα2		III''β2• :IVα2 :IVβ2 •IVβ4 •IVβ(4) :IVβ5 •Vα5 Vβ(5)•		•II''γ(5) •III''β2 •IVβ5													•Cγ7 •III'β4 •III'β(4) •III''β7 •IVα(1) •IVα2 :IVβ2 :IVβ4 IVβ5• •IVβ(6)	
VI'''																	Vα(1)•				
VI''''	•IVα3 •VIα1	:IVβ2 •IVβ4																			

Verlag von Gusta

β'							γ'													
(4)	5	(5)	6	(6)	7	(7)	1	(1)	2	(2)	3	(3)	4	(4)	5	(5)	6	(6)	7	(7)
																			0γ7•	
																			•0γ5	
																			•0γ(4)	
													•II‴γ(4)	•0γ7		0γ(6)• III'γ(3)•		0γ(6)•	I'γ(4)• I'γ5• IVγ5•	
	I‴γ2• II'β5•		III‴β3•			•							0γ(6)•	•0γ7 •III‴γ5	0γ5• I'γ5• I'γ7• •II'β(7) II‴γ5• •II‴γ6 II‴γ5• III‴γ5: IVα3: IVβ5•	II‴γ5•	0γ5• 0γ(6)• I‴γ(1)• III‴γ5•	I'γ(4)•	0β5• •I'γ(6)• III‴γ(1)• IVγ3•	
													•II'γ6		III‴γ3• IVγ3•				0γ5•	
Vβ2•	Iγ7• II‴β4• •II α6 β5• •II β5 II‴γ5: β3• β4• β3(5)•	β2•	β2•								•Iβ3 •β7 •II'β(6) •II‴β(6) •IIIβ2 •IIIβ3 •III‴β3 •III‴β6 •IVα3	•II‴γ5	•I'β7 I'β4• •II'β6 •II'β5 II‴β4• •II‴β6 II‴β(7)• •III'β5 III'γ4• III‴γ2• :III‴β4• II‴β(6)• •IIIβ7 I‴γ4• II‴γ5: III‴γ6• •IVα6 •IVβ4{:: IVγ(2)•	•0β4 III'γ5•	0γ(6)• Iβ(7)• γ6• •I'γ(6) II'γ(3)• II‴γ4• II‴γ5• •II‴γ5 Iβ(4)• III'β5• •III'γ5 III‴β2• •II‴β4• •II‴β5: •III‴γ2 III‴γ(2)• III‴γ4: :II‴γ5:: •III‴γ7 IVα2• IVβ2• IVβ4(: IVβ(4)• IVγ(2)• Vγ3• IVγ4• IVγ5•	•0γ(6) Iγ4• I'γ5• IVγ4•	II‴γ5• Vβ3• IVγ3•		I'β(6)• •I'γ(6) II‴β4• :II‴γ6	
II'β7	IVβ3•										•II'β5 •III‴β7		•II'β(6) •IVβ3 IVβ4:		III'γ5•		II‴γ(6)•			

ischer in Jena.



	α' 1	(1)	2	(2)	3	(3)	4	(4)	5	(5)	6	(6)	7	(7)
0, I														
II														
III														
IV														
V'							II'γ5							
V''														
VI'					III'β2 Vα2 IVα3 IVβ4 IVβ(4) Vβ5		IIα3 II'β2 Vβ4 IVβ(7)		II'γ4					
VI''			Vα2		I'β2 Vα2 Vβ2 IVβ4 IVβ(4) IVβ5 Vα5 Vβ[illegible]		II'γ5 II'β2 Vβ5							
VI'''														
VI''''	IVα3 VIα1	IVβ2 IVβ4												

	β' 1	(1)	2	(2)	3	(3)	4	(4)	5	(5)	6	(6)	7	(7)
0, I														
II														
III														
IV							Iβ7							
V'							IVα3 V[illegible]		I'γ2 IVβ5		III'β3			
V''														
VI'					Iβ6 Iβ7 IIβ3 IIα2 IIβ5 IIIα2 III'β4 III'β5 II'β(6) I'γ(6) Vβ4 Vβ(4) Vβ6 IVβ(6)		Iβ6 I'β7 Iβ5 [illegible] III'γ4 [illegible] [illegible] [illegible] β7 IIγ3 IVα2 IVα3 IVβ2 IVβ4 IVγ4	IVβ2	I'γ7 IIIβ4 IIIα6 III'β5 IIβ(6) γ5 IVβ3 Vβ4 IVβ(6)	I'β2	[illegible]β2			
VI''					0γ7 IIIβ4 IIIβ(4) II'β7 IVα(1) IVα2 IVβ2 IVβ4 IVβ5 IVβ(6)		II'β(6) γ7 IVβ2 Vβ4	III'β7	IVβ3					
VI'''			IVα(1)											
VI''''														

	γ' 1	(1)	2	(2)	3	(3)	4	(4)	5	(5)	6	(6)	7	(7)
0, I													I'γ(7)	
II													0γ5	
III													0γ(4)	
IV							II'γ(4)	0γ7		0γ(6) III'γ(3)		0γ(5)	I'γ(6) γ5 IVγ5	
V'							0γ(6)	0γ7 I'γ5	0γ5 I'γ5 Iγ7 II'β(7) II'γ5 I'γ6 III'γ5 III'γ5 IVα3 IVβ5	I'γ5	0γ5 0γ(6) I'γ(7) II'γ5	I'γ(4)	0β5 I'γ(6) II'γ(7) IVγ3	
V''							II'γ6		II'γ3 IVγ3				0γ5	
VI'					Iβ3 Iβ7 IIβ(6) II'β(6) IIIβ2 IIIβ3 II'β3 III'β6 IVα3	III'γ5	I'β7 I'β4 II'β6 IIβ5 II'β4 II'β6 II'β(1) IIIβ5 III'γ4 III'γ2 III'β4 III'β[illegible] II'β7 I'γ4 II'γ5 II'γ6 IVα6 Vβ4 IVγ2	0β4 IIγ5	0γ(6) Iβ(7) I'γ6 I'γ(6) II'γ(3) II'γ4 II'γ5 II'γ5 III'β(4) II'β5 Iγ5 III'β2 II'β4 I'β5 IIIγ2 I'γ2 II'γ4 II'γ5 III'γ7 IVα2 IVβ2 IVβ4 [illegible] IVγ(5) Vγ3 Vγ4 IVγ5	0γ(6) I'γ4 Iγ5 IVγ4	γ5 IVβ3 IVγ3		I'β(6) I'γ(6) III'β4 II'γ6	
VI''					I'β5 II'β7		I'β(6) Iβ3 Vβ4		II'γ5		I'γ5			
VI'''														
VI''''														

Smolian. Verlag von Gustav Fischer in Jena.





	a.																			
	1	(1)	2	(2)	3	(3)	4	(4)	5	(5)	6	(6)	7	(7)	1	(1)	2	(2)	3	(3)
0			(7)														(4), 6		(4)	
I'	(5)																		4, 6, 7	
I''			(4)																	
II'					4										5		(4)		5	
II''	(4)		2, (3), 4, 5, 6, 7		4, (4), (6)			(5)							4	5	3, 4, (4), 5, (5), 6		(3), 4, (4), 5, (5)	
II'''		(3)																		
II''''																(6)				
III'			3, 5, (5), 6		(2), 3												1, (2), 4, (5), 6		(3), 4, (4), (5)	
III''																	4			
III'''			(3), 4, (4), (5), 6		(3), 4, (5)						4				(4)		4, (4), 5, (5), 6		4, 5, (5), 6	
III''''																				
IV	1, (1), 3, (3), 4, (5), 7	4, (5)	2, 3, 3, 4, (4), 5, (5), 6, 7, 1	4, 5, (5)	1, 3, (3), 4, (4), 5, (5), (6)						(3)				3, 4, (6)		(2), 3, (3), 4, (4), 5, 6, (7), (5)		(2), 4, (4), 5, (5), 6, (6), 7	
V	3, 4		(1), 3, (3), (4), 5, 6									5								
VI	1, 3, (4)																			

Smolian. Verlag von Gust

(4)	5	(5)	6	(6)	7	(7)	γ. 1	(1)	2	(2)	3	(3)	4	(4)	5	(5)	6	(6)	7	(7)

ischer in Jena.



α. β. γ.

1 (1) 2 (2) 3 (3) 4 (4) 5 (5) 6 (6) 7 (7) 1 (1) 2 (2) 3 (3) 4 (4) 5 (5) 6 (6) 7 (7) 1 (1) 2 (2) 3 (3) 4 (4) 5 (5) 6 (6) 7 (7)

0

I'

I''

II'

II''

II'''

II''''

III'

III''

III'''

III''''

IV

V

VI

Smolian.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.





	α' 1	(1)	2	(2)	3	(3)	4	(4)	5	(5)	6	(6)	7	(7)	1	(1)	2	(2)	3	(3
0 I	(7)																			
II																				
III									(4)											
IV																				4 5 7
V'					4		2 (4) 5		(5)										(4)	
V''																			4	
VI'					1 3 (3) 4♀ (4) 5 (5) 6 (6)		1 (2) 3 (3) 4 (4) 5 (5) 6 (6)		(1) (3) 4 (4) 5 6 7										(1) 2 (2) 3 4 (3) (4) 5 (5) 6 (6) 1	3 (3) (4)
VI''		5	(3)		1 2 3 (3) 4 (4) 5♀ (5) 6 7 (6) 1	(5)	1 3 (3) 4 (4) 5 (5) 6 (7) 1		(4) 5										1 (1) 2 (2) 3 (3) 4 (4) 5 (5) 6	
VI'''			4														4 (5)	3		
VI''''	1 2 (2) 3 (3) 4 3 (5) 1 (4)	4 5 (5)													(2) 4 5 (5)		6 (6)			

Smolian.

Verlag von Gust

	β'							γ'													
	(4)	5	(5)	6	(6)	7	(7)	1	(1)	2	(2)	3	(3)	4	(4)	5	(5)	6	(6)	7	(7)
		7		4											5 6	(7)	(5) (6)		(7)	6 (7)	7 (3) 4 (4) 5 (5) 6 (6) 7 (7)
				(3)												(4)	(5)		(5)	(3) (4) 5 6	6
																	(4) 5 1		(3) 5 6 7	3 (4) 6	6 7
		(4) (5)	4 1		(5)							(4)	(4)	4 5 (5)	5 6	4 (4) 5 (5) 6	3 (4) (5) 6 7 (7) 2 5 (6)	5 6	4 (4) 6 7 (7)	4 (4) 5 (5) 6 (6) 7 1	4 5 (5) 6
		(4) 5 7	4 6	5										6 (6)		2 (3) 4 (4) 5 (5) 6 (6) 7	5 (5) 6 7	(4) 5 (5) 6	6	(5) 6	
													(1)	5	6		5 (5)			5 6	
4 5 7		(3) 4 (4) 5 (5) 6 (6) 7 1	(3) 6	(4)								(2) 3 (3) 4 (4) 5 (5) 6 (6)	(4)	1 (1) 2 (2) 3 (3) 4 (4) 5 (5) 6 (6) 7 1	(3) 4 5 (5) 6	1 (2) 3 (3) 4 (4) 5 (5) 6 (6) 7 1	4 (4) 5 (5) 6 (6) 7 1	3 4 5 (5) 6 7	4 5 7	3 (4) 5 (5) 6 (6) 1	6
		3 4 (4) 5 (5) 6 7										(3) 4 (4) 5 (5) 6 (6) 7 1	4 7 1	2 (2) 3 (3) 4 (4) 5 (5) 6 7	4 (4) (5) (7)	4 (4) 5 (5) 6 1	5 6			4 5	
											5										
																				6	

ischer in Jena.

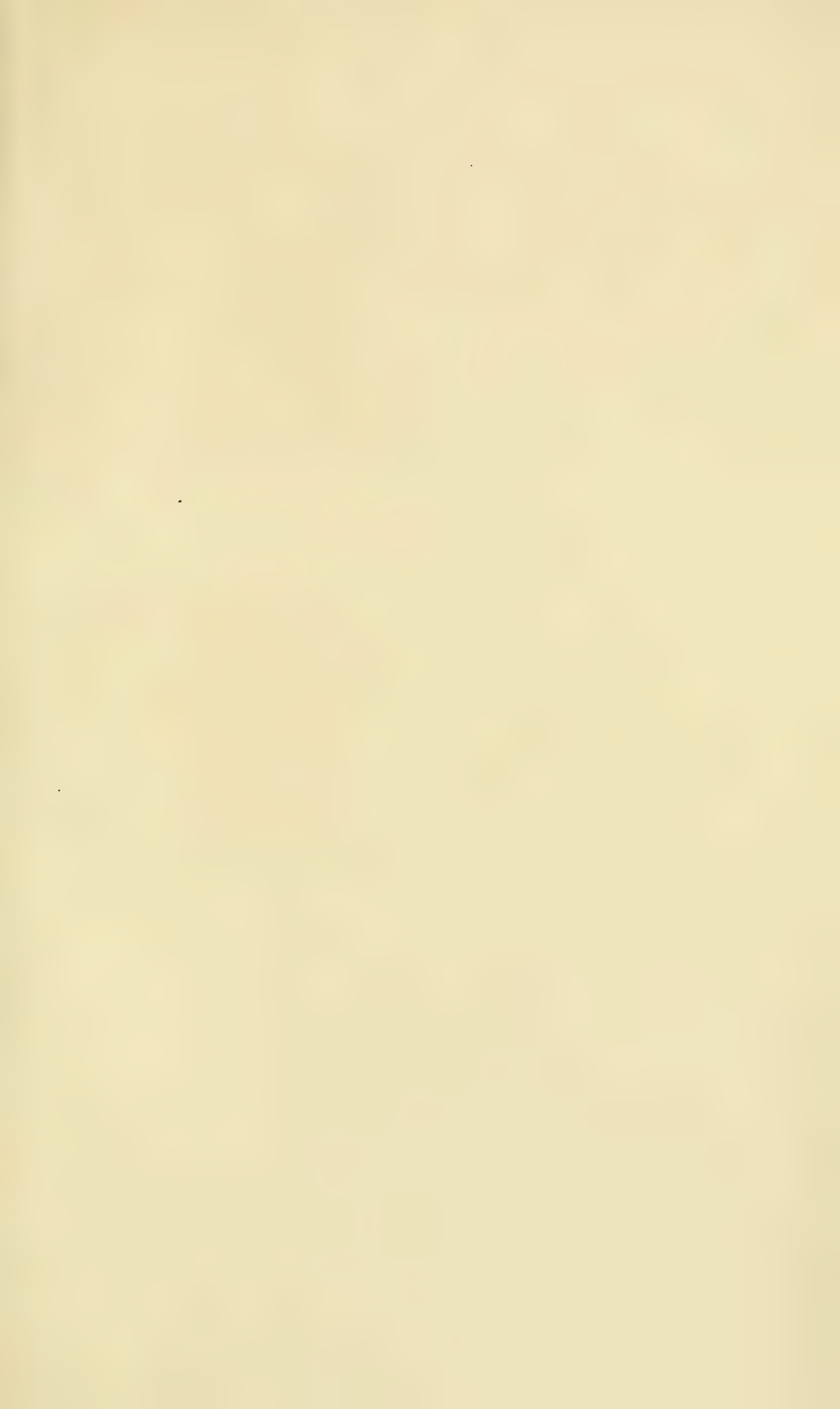


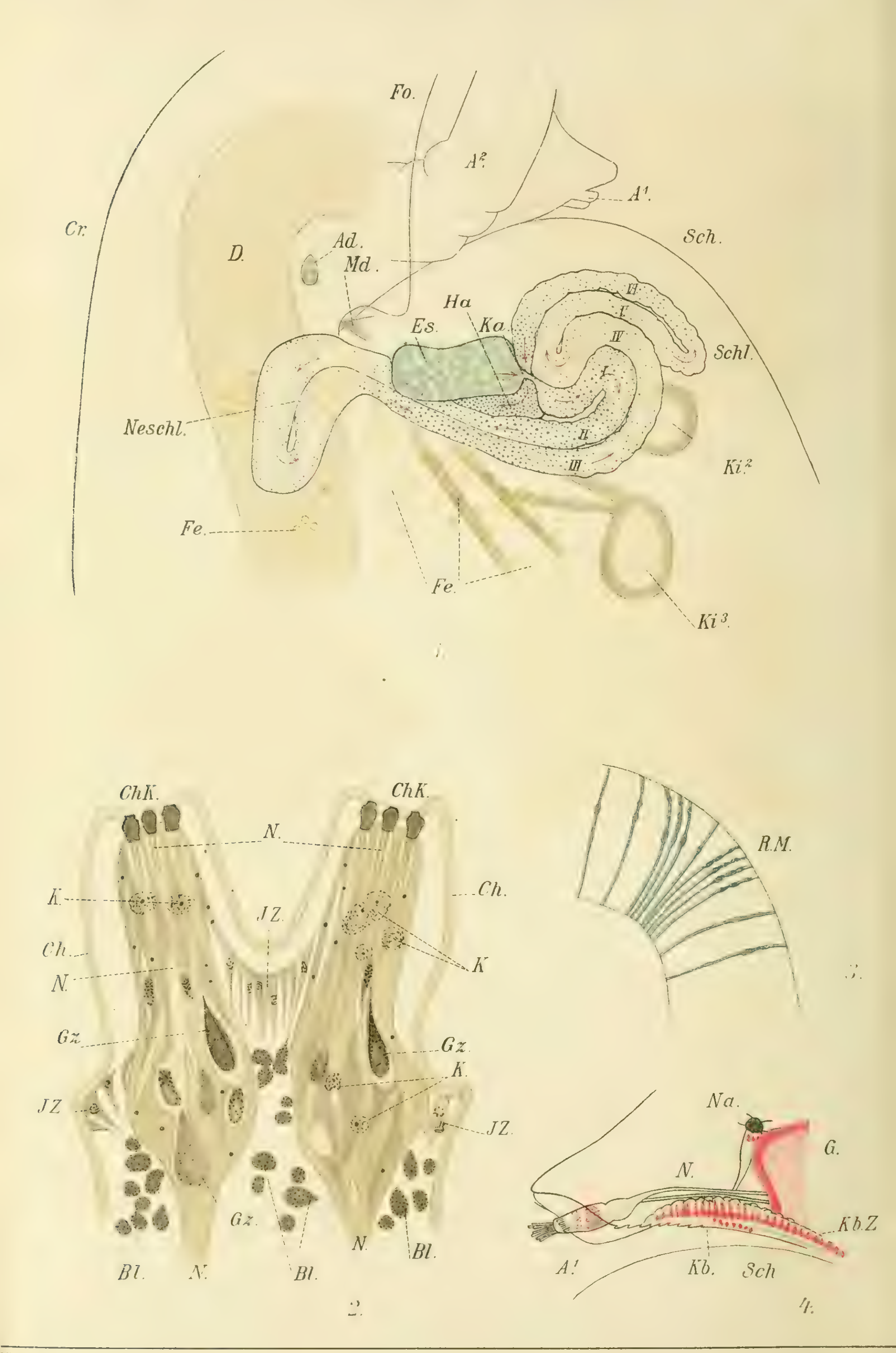
	α'														β'														γ'													
	1	(1)	2	(2)	3	(3)	4	(4)	5	(5)	6	(6)	7	(7)	1	(1)	2	(2)	3	(3)	4	(4)	5	(5)	6	(6)	7	(7)	1	(1)	2	(2)	3	(3)	4	(4)	5	(5)	6	(6)	7	(7)
0 I																																										
II																																										
III																																										
IV																																										
V'																																										
V''																																										
VI'																																										
VI''																																										
VI'''																																										
VI''''																																										

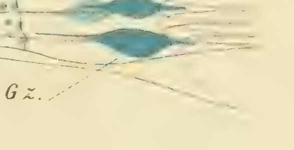
Smolian.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.






Fo.
A².
A¹.
Cr.
Sch.
Ad.
D.
Md.
Ha
Es.
Ka.
Schl.
Neschl.
Ki².
Fe.
Fe.
Ki³.
ChK.
ChK.
N.
R.M.
Ch.
K.
JZ.
Ch.
K
N.
Gz.
Gz.
K.
JZ
JZ.
Na.
G.
N.
Gz.
Kb.Z
N.
Bl.
A!
Kb.
Sch
Bl.
N.
Bl.



ner in Jena.
P. Weise, Lith., Jena.



Cr. Fo. A². A¹. Sch. D. Ad. Md. Ha Es. Ka Schl. Neschl. Ki². Fe. Ki³

ChK. N. K. JZ Ch. Gz Bl.

2.

RM

Na G. N. KbZ A¹ Kb. Sch

Cr. Pa.Cr.¹ Fo Pa.Cr.² Sch.

Cr. Pa Cr¹ A². Pa.Cr.² Fo. A¹. Kb. OL. OLZ Md. Sch. D.

7.

Cr. Pa.Cr.¹ Fo. A². Kb. Md. A¹. Sch. OL. OLZ. D.

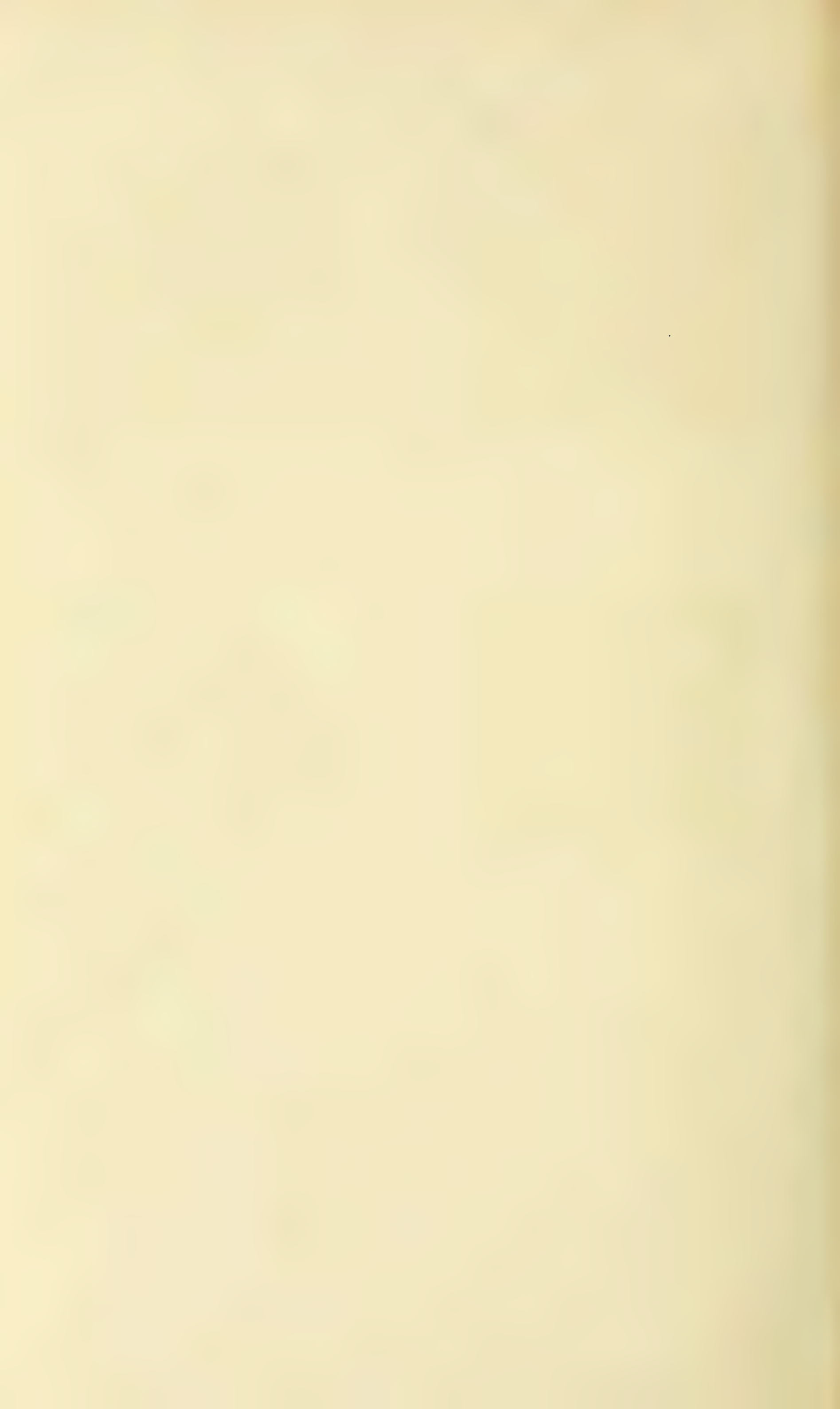
A¹. Kb. OLZ OL. Md. A². D. Sch. Br.

T. Ch K Gz.

Klotzsche.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

P. Weise, Lith., Jena.





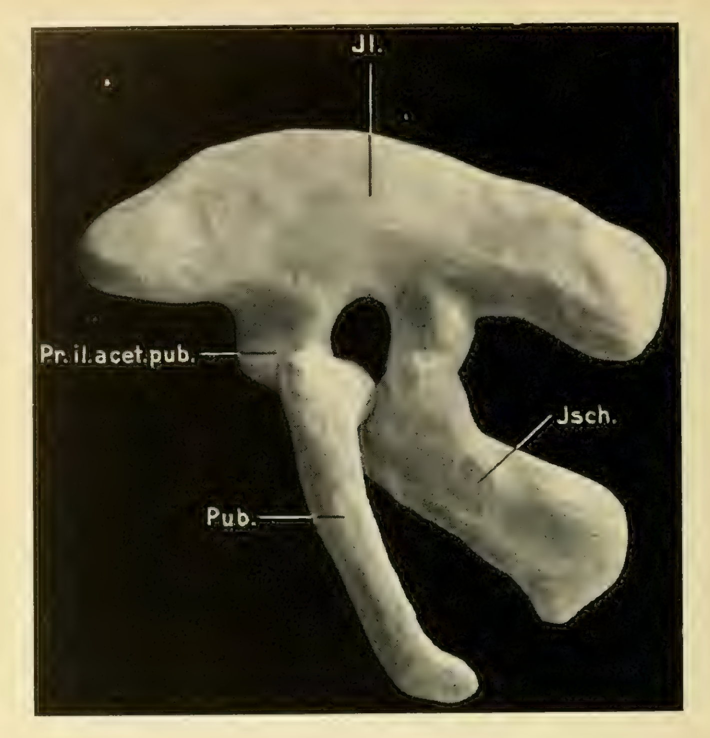


Fig. 1.

Praeacet. Jl.
Postacet. Jl.
Jsch.
Pub.

Fig. 2.

Praeacet.Jl.
Postacet.Jl.
Pr. pect.
Jsch.
Pub.

Fig. 3.

Praeacet.Jl.
Postacet.Jl.
Jsch.
Pr. pect.
Pub.

Fig. 4.



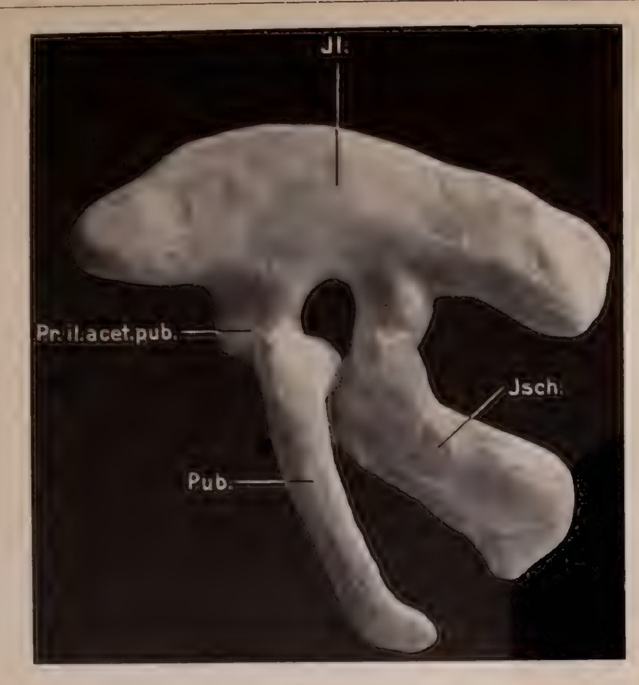


Fig. 1.

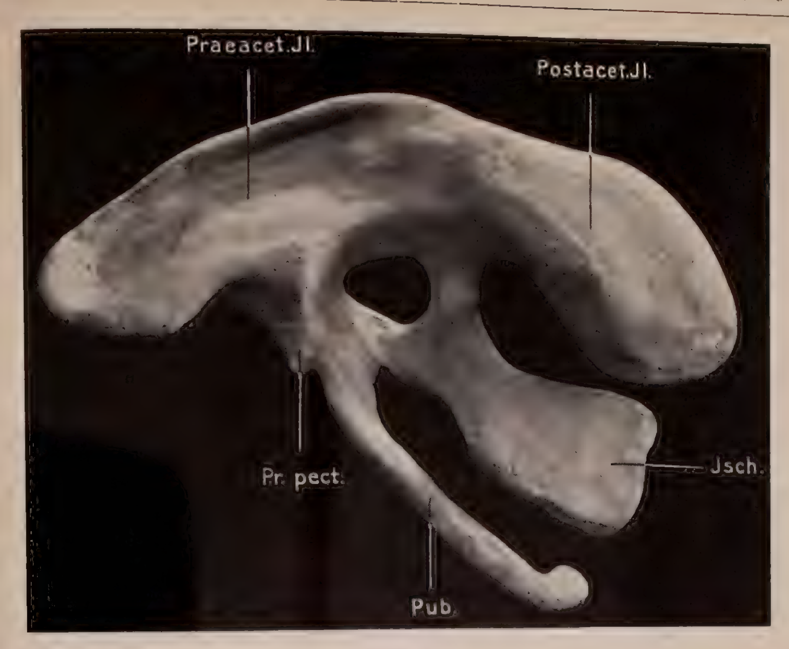


Fig. 3.

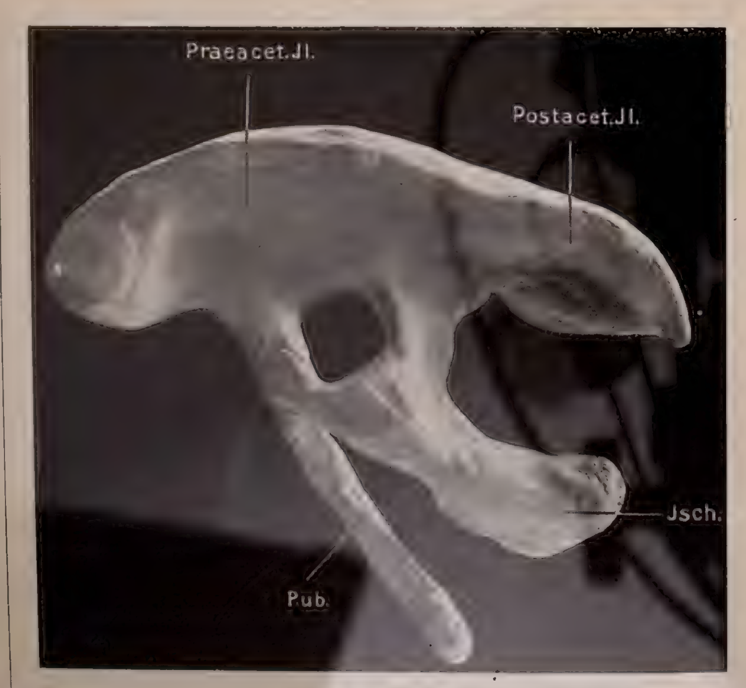


Fig. 2.

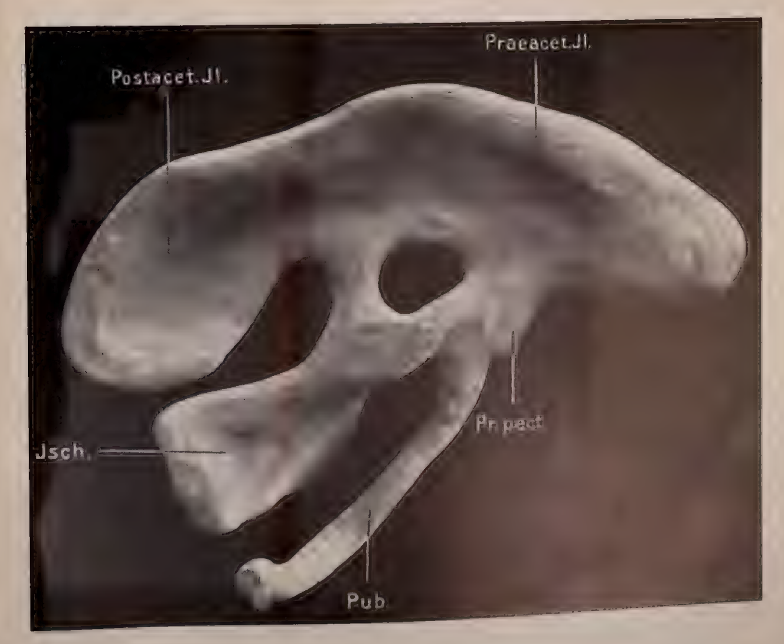


Fig. 4.

Lebedinsky.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.





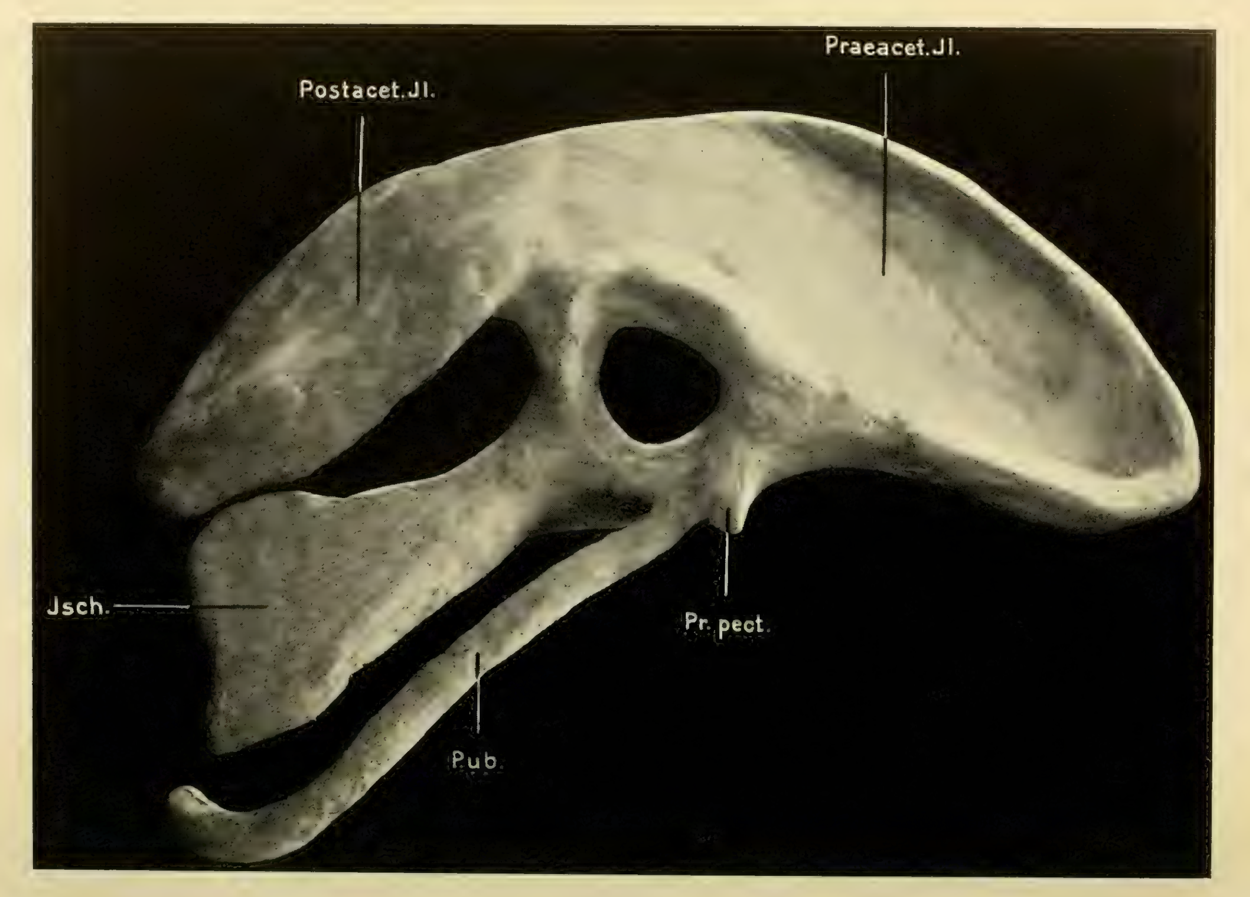


Fig. 5.

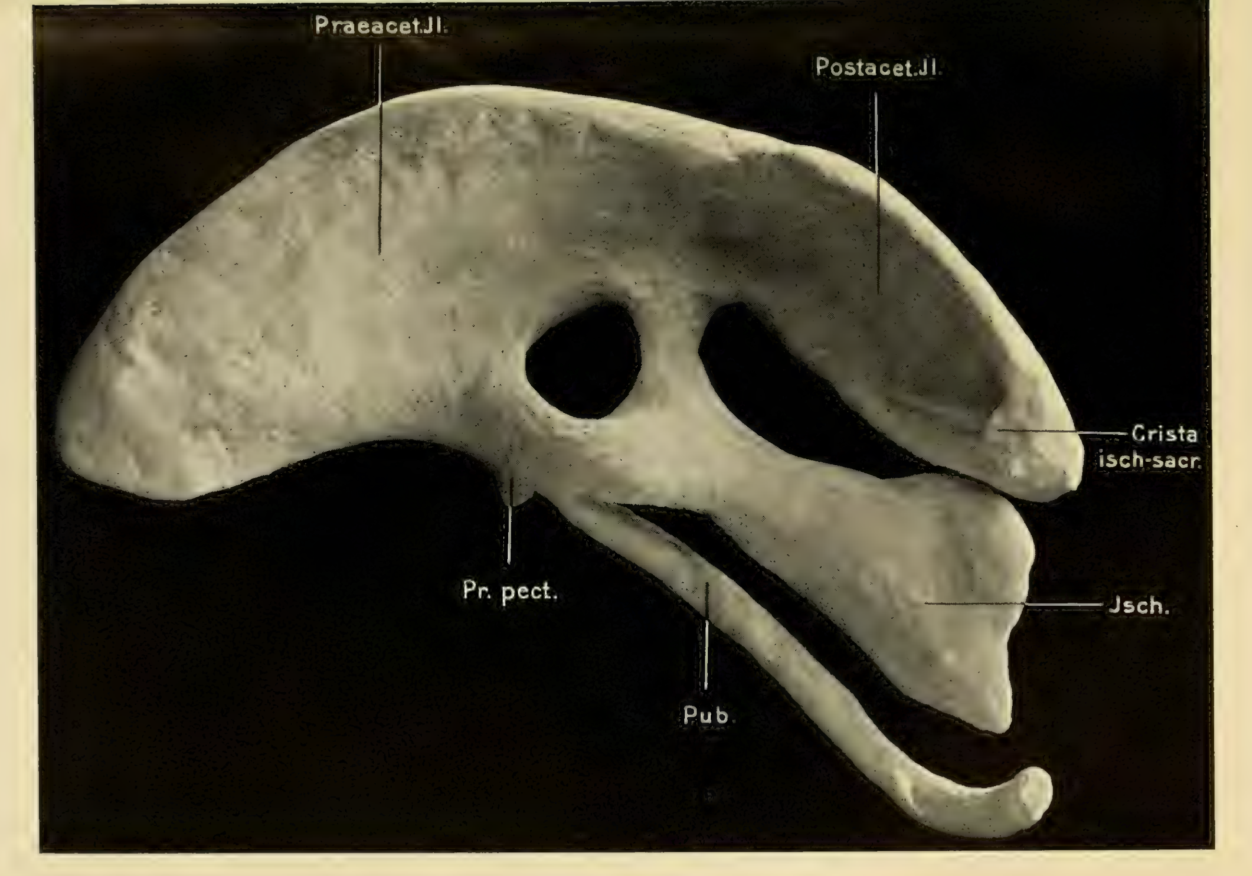


Fig. 6.

ischer in Jena.



Praeacet. Jl.
Pr. pect.
Pub.
Postacet. Jl.
Jsch.

Fig. 5.

Crista isch-sacr.
Jsch.
Postacet. Jl.
Pub.
Pr. pect.
Praeacet. Jl.

Fig. 6.

Lebedinsky.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



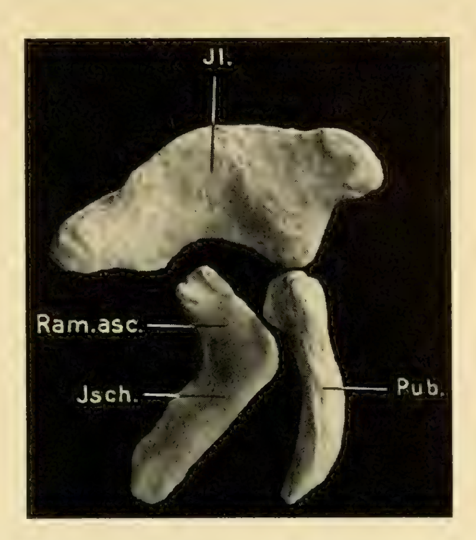


Fig. 7.

Fig. 8.

Lebedinsky. Verlag von Gustav Fischer in Jena.






Crista ischio-sacralis

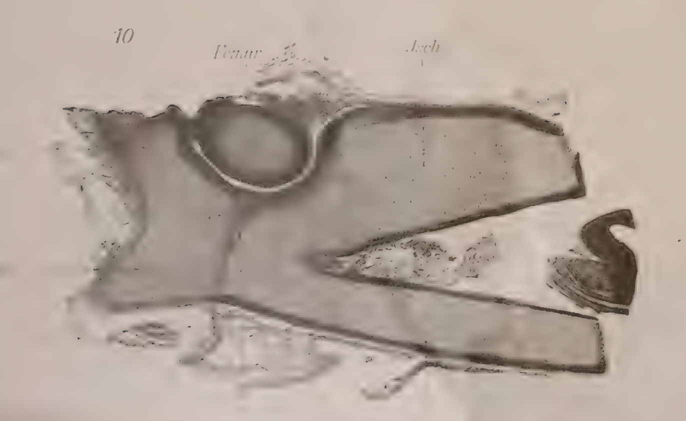

Proc. il. acetab. pubicus
Proc. pectinealis
Trennungsspur
Pub.



…ner in Jena.
P. Weise, Lith.







N. ischiadicus

Isch.

N. obturatorius

P. renalis

Antitrochanter

P. glutaea

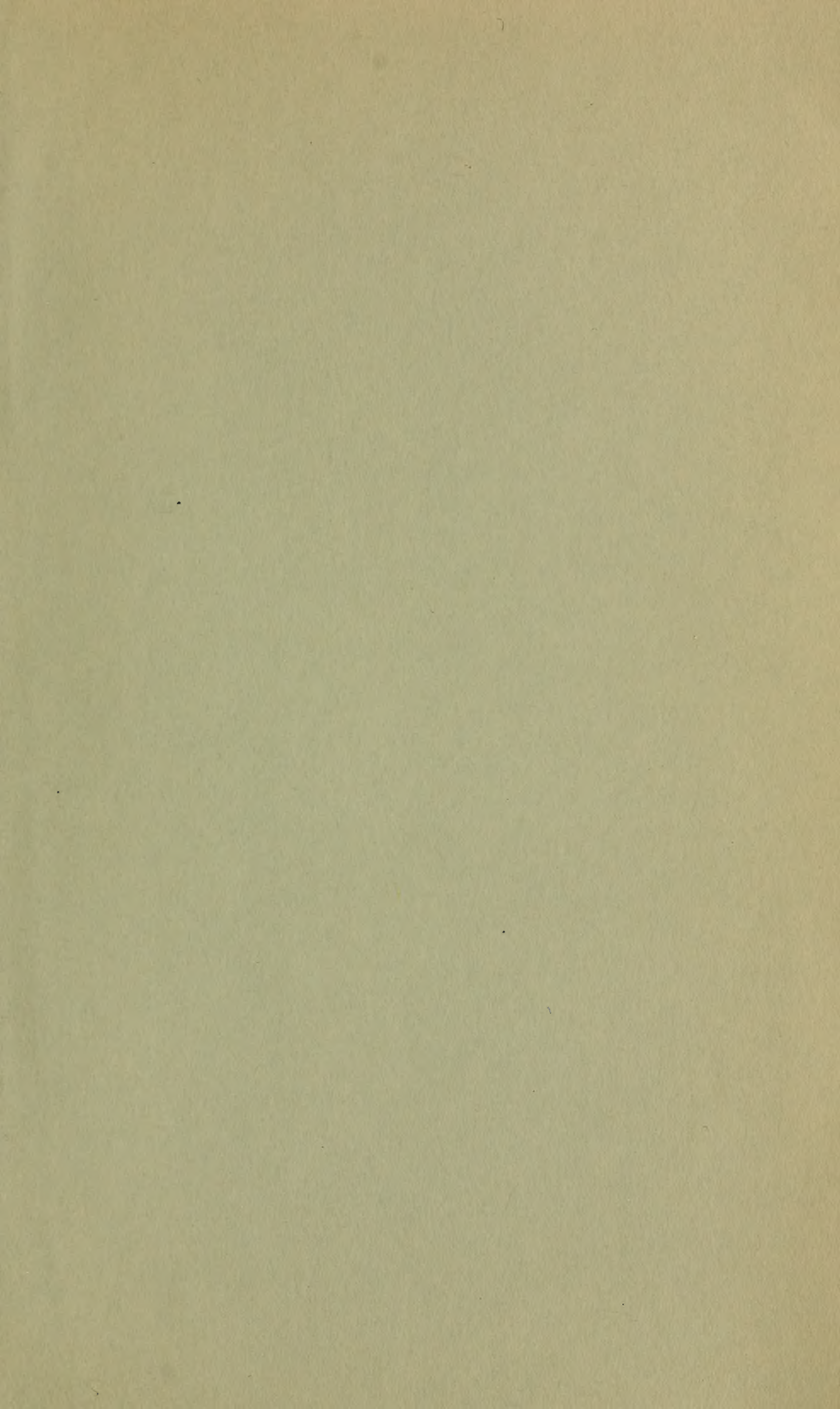
P. glutaea

Isch.

P. Weise. Lith.












SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01355 6121